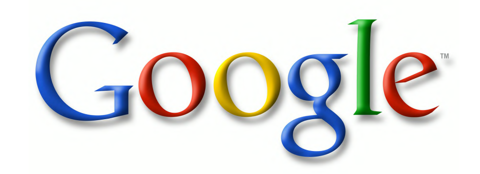
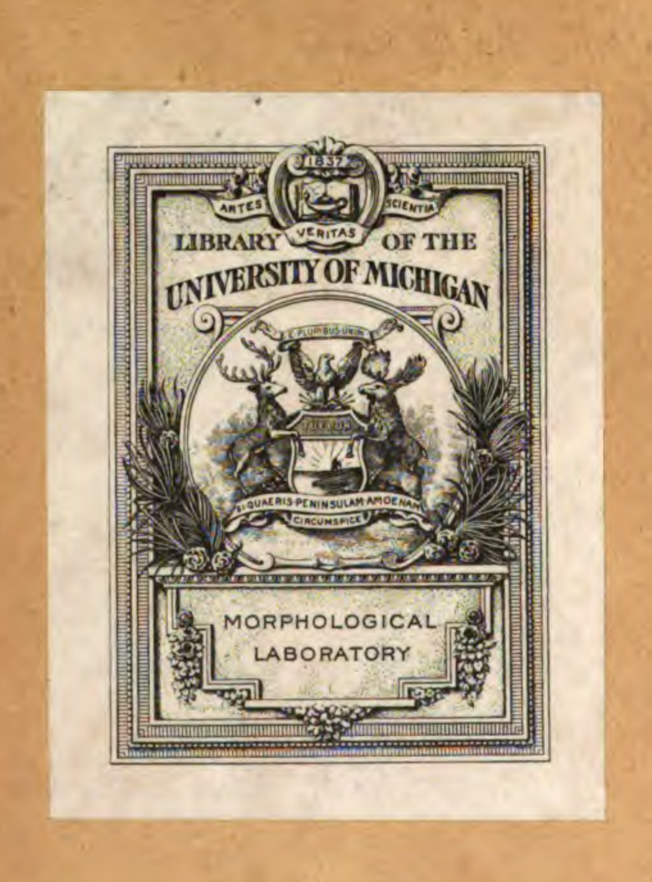





1837
ARTES
VERITAS
SCIENTIA
LIBRARY OF THE
UNIVERSITY OF MICHIGAN
E PLURIBUS UNUM
TUEBOR
SI QUAERIS PENINSULAM AMOENAM
CIRCUMSPICE
MORPHOLOGICAL
LABORATORY

DIE ENTSTEHUNG DER LANDTIERE

EIN BIOLOGISCHER VERSUCH

VON

DR. HEINRICH SIMROTH
PRIVATDOCENT AN DER UNIVERSITÄT LEIPZIG

MIT 254 FIGUREN IM TEXT

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1891.

SEINEM ERSTEN LEHRER IN NATURGESCHICHTE

HERRN

GEHEIMRAT LEUCKART

IN ALLER VEREHRUNG UND DANKBARKEIT

ZUGEEIGNET

VOM

VERFASSER.

VORWORT.

Vorliegendes Buch möchte ein altes Thema im Lichte moderner Forschung behandeln. Längere Beschäftigung mit den Landschnecken bot dem Verfasser vielfache Anregung zur Betrachtung der terrestrischen Einflüsse auf die tierische Organisation im Allgemeinen. Weitere Umschau ergab immer mehr und mehr Beziehungen, sie erheischte schließlich die Erörterung der botanischen und geologischen Wechselwirkungen mit der Zoologie wenigstens in groben Umrissen. Dabei erhob sich zweifach ein peinliches Gefühl der Unsicherheit. Der glänzende Aufschwung der Naturwissenschaften, sowohl die täglich wachsende Summe der Entdeckungen, als die kräftige Erörterung und Abänderung der theoretischen Grundlagen, lassen den Einzelnen seine Unzulänglichkeit bei dem Streben nach Übersicht nur zu sehr empfinden. Sodann entstanden Zweifel, ob die consequente Durchführung der einseitigen Betrachtungsweise nicht hier und da über die natürlichen Grenzen hinausgeführt habe. Anders erscheint des Stammes glattbraune Sonnenseite, anders die moosgrüne dahinter. Wer der einen sinnend sein Augenmerk zuwendet, wird leicht die andere vernachlässigen, wiewohl er, zu mannigfacher Beleuchtung den Standort wechselnd, sie wahrnimmt. Mögen wohlwollende Leser aus den Bedenken, welche so manche vorgetragene Anschauung ihnen erwecken wird, Anregung zu näherer Prüfung und Discussion entnehmen! Dann wird das biologische Problem der Landtierschöpfung, vielleicht der grundlegendsten eines, die beste Förderung erfahren.

Leipzig, im Sommer 1891.

Der Verfasser.

INHALTSÜBERSICHT.

EINLEITUNG.

A. Gegensatz von Wasser und Land.

Die modernen zoologischen Untersuchungen wenden sich mit Vorliebe dem Meere zu. Die Gründung der marinen Stationen, der Meerescommissionen, die großartigen literarischen Bearbeitungen und der Beifall, mit dem diese ungeahnt stattlichen Werke von der Wissenschaft und den Laien begrüßt werden, sind beredte Zeugnisse. »Das Meer ist die hohe Schule des Zoologen.« Es ist nicht allzu schwer, die Gründe für diese Vorliebe aufzufinden. Das Fremdartige und Ungewohnte, das selbst dem Küstenbewohner die nähere Bekanntschaft mit dem ozeanischen Treiben entgegenbringt, die ungeheuren Räume der hohen See und der Tiefe, die wie ein fernes Wunderland die Sehnsucht des nach Entdeckungen hungrigen Naturforschers herausfordern, der magische Reichtum tropischer Ufersäume mit ihren bunten und buntbelebten Wäldern gleichenden Korallenriffen, sie wirken immer in erster Linie spannend auf die Phantasie und enttäuschen nicht den energisch Vordringenden. Die große Summe der durch die heutige Entwicklungslehre gestellten phylogenetischen Aufgaben weist den gereiften Morphologen, wie es scheint, immer wieder auf das Meer, von dem er auf beinahe alle descendenztheoretischen Fragen, soweit sie die Keime der Typen betreffen, Antwort erhofft. Der Biolog aber fühlt sich durch die verhältnismäßige Einfachheit der großen Lebensprobleme, betreffend die Abhängigkeit der gesamten marinen Organismenwelt von einander und von den äußeren anorganischen Faktoren, von dem die Bildung der organischen Verbindungen, die Assimilation zuerst ermöglichenden Sonnenstrahl an durch die niedersten Pflanzen bis zum Säugetiere hinauf, wie sie in der neuesten Zeit von der vaterländischen Commission unter Hensen's Führung so erfolgreich in Angriff genommen werden, angezogen und gefesselt, — der wirtschaftlichen Interessen ganz zu geschweigen.

Und doch, gerade diese Einfachheit der Bedingungen, welche für lange Jahre hinaus eine reiche Quelle der grundlegendsten Erkenntnisse voraussichtlich bleiben wird, sie bringt es mit sich, dass der Landtierwelt in Bezug auf Reichtum der Gliederung und Höhe der Entwickelung die Krone bleiben wird. Wenn der Grundsatz als feststehend gelten darf, dass die Weiterentwickelung der organischen Welt nicht aus einem

inneren Streben erklärt werden kann, dass sie nicht als eine inhärente Eigenschaft ohne äußere Anregung gedacht werden darf, wenn vielmehr alle Umbildung, aller Fortschritt lediglich von der Einwirkung immer neuer und neuer äußerer Einflüsse, sei es der toten Natur, sei es der belebten Mitbewohner unseres Planeten abhängig ist, die zu neuen Schutzmitteln gegen die Angriffe oder zu neuen Hilfsmitteln der Ausnutzung sich darbietender Vorteile, kurz zu immer neuen Anpassungen nach dem Principe der Arbeitsteilung treibt, — dann unterliegt es keinem Zweifel, dass das Land sich in ungeheurem Vorsprunge befindet gegenüber dem Wasser. Das Land ist das Reich der Gegensätze, das Wasser das Reich des Gleichmaßes.

Das Medium der Hydrosphäre allein schon gleicht die rein mechanischen Gegensätze aus, die Schwere des Wassers stumpft alle Bewegungen ab, sowohl die der in ihm schwimmenden Körper, als die eignen. Selbst die Strömungen in wagerechter und lotrechter Richtung gleiten langsam, die groben Erschütterungen dringen nicht in die Tiefe. Nur an einer Stelle ruhen sie nimmer und erreichen eine unausgesetzt stärkere Kraft da, wo sie das Reich des Landes berühren, rings in der Brandung. Das geringe Compressionsvermögen bewirkt, trotz dem gewaltigen Druck, in der Tiefe fast die gleiche Dichte, wie an der Oberfläche, so dass den Schwimmern überall ein gleicher Widerstand entgegentritt. Die hohe Wärmecapacität lässt zwar den verschiedenen Winkel, unter dem die Sonnenstrahlen einfallen, zur Geltung kommen, macht aber die Scheidung der Zonen weniger scharf; und die mit der Kälte zunehmende Schwere, welche die Tiefen abkühlt, verwischt deren Grenzen insofern, als selbst in den Tropen nach unten hin die Berührung mit der gemäßigten und kalten stattfindet überall da, wo ein dunkles, marineblaues Wasser genügende Abgründe anzeigt, d. h. beinahe über die gesamte Ozeanfläche. Der Umstand aber, dass vor dem Nullpunkt die größte Dichte erreicht wird, verhindert jedes Gefrieren über die Oberflächenschichten hinaus und verringert den Gegensatz der Jahreszeiten selbst unter den Polen. Der Wärme ähnlich verhält sich das Licht. Die Absorption zahlreicher Strahlen lässt im Wasser nur diffuses Licht herrschen, so dass selbst unter der tropischen Sonne der Unterschied zwischen Tag und Nacht sich vermindert, dort wo am Ufer der Reflex vom Wasserspiegel unerträglich blendend auf das Auge einwirkt. Nach unten zu gleichen sich die Unterschiede bald ganz aus bis zur ewigen Nacht*). Die Fähigkeit endlich, das Lösungsmittel

*) Die größte Tiefe, bei der das Licht, zwar längst nicht mehr auf unser Auge, wohl aber auf eine photographische Platte noch einzuwirken vermag, beträgt nach Fol und Sarasin in dem klaren Wasser zwischen Corsika und den Seealpen, bei ganz heiterem Himmel im Juli 465 m. Die früher von Chun und Petersen bei Capri gefundenen 550 m mögen für die günstigsten Verhältnisse unter den Tropen Geltung haben. Genaue Untersuchungen sind selbstverständlich höchst schwierig; die jüngste österreichische Mittelmeerexpedition hat auch hier Stellen gefunden, wo der Einfluss bis 500 m reicht.

abzugeben für alle mineralischen Stoffe, welche die Organismen durch Vermittelung der Pflanzen aufnehmen, verteilt die ursprüngliche Nahrung, auf welche alle direkt oder indirekt zurückgreifen müssen, mag der Boden sein, welcher er wolle, (— und er ist bekanntlich mit seinem großartigen Globigerinenschlamm oder roten Thonablagerungen etc. auf weithin äußerst homogen —) gleichmäßig durch den ganzen Raum, so dass in der That überall, wo Licht und Wärme genügen, die Assimilation im offenen Wasser stattfinden kann, wie HENSEN's Planktonuntersuchungen darthun*). — Eine Beschränkung nur erfährt dieses Gleichmaß, in betreff der Luft-, bez. der für das Leben maßgebenden Sauerstoffabsorption; denn während die oberflächlich aufgenommene Luft gegen 34% O enthält, scheint sich dieser Gehalt allmählich zu verringern bis auf 11,4% bei 300 Faden, um dann wieder zu steigen und von 800 Faden an constant 23,5% zu betragen, eine noch nicht ganz erklärte Thatsache, die wohl in vertikalen Tiefenströmungen, welche letztere den an den Polen oberflächlich aufgenommenen Sauerstoff am Boden verteilen, ihre Begründung finden mag, aber in das Gleichmaß der Bedingungen einen sehr bemerkenswerten Wechsel hineinbringt (3).

Wie ganz anders das Land! Die leichte Beweglichkeit der Luft mit ihren Stürmen, ihre stets wechselnde und nach oben abnehmende Dichte. Der Gegensatz zwischen Feuchtigkeit und Trocknis, Bewölkung, Regen und Sonnenschein, die Wirkung der Sonnenstrahlen im Sommer und Winter, Tag und Nacht, die Verschiedenheit der Beleuchtung, die Contraste von Wärme und Kälte nach Tiefen und Höhen, nach geographischer Breite, nach den Jahreszeiten. Der Wechsel des Geländes, die Unterschiede des Untergrundes, die nur in der weithin verbreiteten Humusdecke etwas dem Meeresboden einigermaßen vergleichbares darbieten; die ganze Summe aller jener von den Meteoren, von der geographischen Lage, von der Größe des Landzusammenhangs etc. bedingten Einflüsse, die wir als Klima zu bezeichnen pflegen, von den regenreichen tropischen Abhängen und Niederungen bis zu den Wüsten, und was hier alles angeführt werden könnte. Endlich aber, durch jene bedingt, in ihrer Einzelwirkung noch wichtiger als sie, und stetig gesteigert, die Fülle neuer Gestalten von Lebewesen, die in fortlaufender Wechselwirkung einander beeinflussen und im Wettbewerb der Anpassungen an die äußeren Verhältnisse immer auf's neue modifizieren. In zwei Gebieten hauptsächlich dürfte der Habitus des Landes an das Gleichmaß des Meeres heranreichen, in der Wüste und dem Polareis, oder der Sand- und Schneewüste, welche beide denn auch ihrer Tierwelt ein entsprechend eintöniges Gepräge aufdrücken.

Ein anderer Berührungspunkt, und zwar der für die Besiedelung des Landes wichtigste, liegt im Kreislauf des Wassers, das, im

* Die Armut der tropischen Meere an mikroskopischen Pflanzen, die durch die vorjährige Planktonfahrt bewiesen zu sein scheint, harrt noch der Erklärung (2).

wesentlichen aus dem Ozean in die Atmosphäre gehoben, in der Form von Niederschlägen auf das Land herabfällt und wieder, langsamer als Schnee und Gletschereis, schneller im tropfbar flüssigen Zustande, dem Meere zueilt. Das Süßwasser bildet die uralte Brücke zwischen dem Festen und Flüssigen, es bietet seit der ältesten Zeit die Straßen, auf denen die Organismen dem Festen zustrebten, von der unmittelbaren Auswanderung an den Küsten abgesehen. Dabei aber macht sich sofort wieder derselbe Unterschied geltend, der alle Bestandteile der Continente reich gegliedert und differenziert erscheinen lässt gegenüber der großartigen Monotonie des Ozeans, in physikalischer wie chemischer Hinsicht. Physikalisch kann kaum eine größere Differenz gedacht werden, als zwischen dem stillen Gebirgssee, der zwischen Felswänden eingeschlossen in stetiger Ruhe verharrt, und dem Wasserfall, der eben von diesen Felswänden mit der vollen Wirkung der Schwerkraft zerstäubend herabbraust, oder zwischen dem eisigen Gletscherbach, der im Sommer mit der Temperatur des Gefrierpunktes vom Eisstrom abschmilzt und im Winter bis zum Boden erstarrt, und der heißen Lagune der tropischen Wüste oder den Thermen, oder endlich zwischen dem dünnen Wasserfaden, der einem schwellenden Moospolster enttropft und sich zu noch dünnerer Schicht über das Gestein ausbreitet, oder dem Anflug von Thau auf unseren Dächern und jenen Binnenseen, in deren Mitte die Ufer dem Auge entschwinden. Bewegung, Temperatur und Ausmaß schwanken in den allerweitesten Grenzen. Fast noch stärker sind die chemischen Unterschiede. Während der Ozean in seinem Gasgehalt gewisse Schwankungen aufweist in bestimmten allmählichen An- und Abschwellungen, in seinen mineralischen Lösungen aber, unter deren großer Menge die Chloride und Sulfate von Natrium, Calcium und Magnesium vorwiegen, sich im Großen und Ganzen gleich bleibt, umspannen die Binnengewässer namentlich in letzterer Hinsicht eine Skala, die vom destillierten Wasser an noch weit über die Concentration des Ozeans hinausreicht und in der relativen Zusammensetzung ganz außerordentlich mannigfach gegliedert ist; das fast destillierte Wasser des Regens oder geschmolzenen Schnees an dem einen, unsere Solquellen, namentlich aber die Bitterseen und gesättigten Salzlagunen der Tropen am anderen Ende, der verschiedene Kalkgehalt im weichen Wasser der Urgebirge und im harten des Kalkbodens, die ganze complicierte Reihe unserer Gesundbrunnen und Mineralquellen, deren Analysen allein Bände füllen. Der Gasgehalt schwankt wenigstens insofern etwas weniger, als das Meerwasser in seinen oberen Schichten bei dem gewöhnlichen Atmosphärendruck mit Sauerstoff gesättigt ist, daher eine weitere Steigerung auch im sogenannten Süßwasser nicht möglich ist. Wohl aber kommt jede Abminderung bis zur völligen Sauerstoffleere dazu. Sodann aber zählt hierher eine große Menge von Bestandteilen, die im Meere nur zu localen, vorübergehenden Seltenheiten gehören, alle jene Fäulnisgase und Miasmen, die in geringem Grade schon unserer Sumpfluft eigen sind, in erhöhtem aber die flachen, stehenden

Sumpfniederungen der Tropen, zumal in den Küstengegenden, zu den gefahrdrohendsten Örtlichkeiten stempeln. Wahrlich die Kluft ist nicht weit, die sie von den Verdauungsflüssigkeiten in dem Innern der Tiere trennt, und der Aufenthalt in ihnen stellt kaum höhere Anforderungen an die Anpassungsfähigkeit ihrer animalischen Bewohner, als sie von der Organisation der Binnenschmarotzer oder Entoparasiten erheischt werden. Endlich darf eins nicht übersehen werden, die Beimengung von festen mechanischen Bestandteilen, welche die letzterwähnten Localitäten zu einem schlammigen Brei umwandelt, im Gegensatz zu der köstlichen Klarheit etwa unserer frischen Gebirgsseen, in deren Nachbarschaft sich das andere Extrem befindet, die durch das scharfkantige harte, zerkleinerte Material der Grundmoräne getrübte Gletschermilch. Alle diese Beimengungen treten im Ozean bis zum anscheinenden Schwunde zurück, natürlich mit Ausnahme aller jener Stellen, wo die natürlichen Berührungspunkte zwischen dem Süßwasser und der Salzflut zu suchen sind, im Brackwasser, dessen Klarheit von der Bewegung abhängt, also eine andere ist an den Mündungen sedimentreicher Ströme als im ruhigen Becken, wie wir bekanntlich ein solches in der mustergiltigsten Abstufung an unserer Küste besitzen in der Ostsee (4). Sie ist ja auch dementsprechend in den letzten beiden Jahrzehnten zum ergiebigsten Versuchsfeld für das Studium biologischer Übergänge der Lebewesen geworden.

So entrollt sich denn beim Vordringen von der Küste bis zu dem Gipfel der Hochgebirge oder bis zur Wüste ein Bild, das, worauf es hier ankommt, in allerreichster Weise gegliedert ist auf dem Trocknen und durchfurcht wird von Gewässern, die einen weit größeren Betrag an Unterschieden erkennen lassen, als der Ozean, bei dem hier absichtlich die schrofferen Contraste der verschieden warmen Strömungen und des gelegentlich sehr unebenen Bodenreliefs bei Seite gelassen wurden, da sie an die des Landes doch entfernt nicht hinanreichen. Auf dem ganzen Areal aber des Festen bis zu jenen Gegenpolen des Ozeans, dem Hochgebirge und der Wüste, haben die Lebewesen sich ausgebreitet, in allmählicher Anpassung den neuen extremen Bedingungen gerecht werdend, so dass man vom Wüstenbewohner schließlich die völlige Trocknis erwarten sollte. Dass dem nicht so ist, ist bekannt. Vielmehr wird die ganze Kette der Organismen zusammengehalten durch die Wasserbedürftigkeit, durch den Anteil, den das Wasser am Aufbau des Leibes notwendig nimmt, in ununterbrochener Reihe von der Qualle an, deren trockene Substanz auf 1—2% des Gesamtgewichts sinken kann gegenüber 98—99% Wasser (5 u. 6), bis sich im harten Steinsamen gerade das umgekehrte Verhältnis herausrechnet mit nur 1—2% Wasser (7), und die gesamte Landtierwelt erscheint in dieser Hinsicht als ein Appendix, als ein Spross der Meeresfauna. Umgekehrt aber konnte die erste Schöpfung des Organischen nicht allein in der Hydrosphäre erfolgen ohne Mitwirkung des allgemeinen Mediums außerhalb des Wassers, der Atmosphäre, da die Atmung zu den ersten und unerlässlichen

Funktionen des Lebens gehört. A priori muss die Berührung beider das wahrscheinliche Grenzgebiet der ursprünglichen Schöpfung sein, wo beide notwendigste Faktoren in einander wirken. Damit wird der auch durch die Beobachtung vernichtete Bathybius der ozeanischen Tiefen (8) als Urwesen theoretisch unmöglich, zum mindesten unwahrscheinlich. Und es fragt sich nur, wo in jener Berührungsebene zwischen Atmo- und Hydrosphäre der stärkste Austausch unausgesetzt statthat, ob auf dem offenen Meere oder in der Küstenlinie. Mir scheint die Antwort unbedingt auf die letztere hinzuweisen. Wenn man die großen Wogen des Ozeans seine Atemzüge genannt hat, dann ist der Bereich der Lungenbläschen, die den Gasaustausch vermitteln, in der ewig unruhig geschäftigen Brandung zu suchen, die von der Schaumhaube der freien Wogen doch nur zeitweilig bei stärkerer Luftbewegung unterstützt wird. Im hohen Meere kommen Luft und Wasser in Berührung, in der Brandung aber Luft, Wasser und Land, hier hat die Sättigung mit Gasen und mineralischen Lösungen zugleich statt. Wenn aber von den Gegensätzen alle Anregung ausgeht und abhängt, dann ist hier der Ort zu suchen, von dem aus die organische Schöpfung ihren Ausgang nahm und nach zwei Seiten ausstrahlte, nach dem Wasser und nach dem Lande.

B. Die geologische Grundlage.

Die Beschäftigung mit der Frage nach der Entstehung der Landtiere kann einer Anschauung über die früheren Zustände der Erdoberfläche nicht entraten. Noch ist wohl die Kant-Laplace'sche Theorie als Basis unabkömmlich. Hier ist ebenso erst von der Zeit an zu rechnen, wo das organische Leben (ohne Eiweißgerinnung) möglich war, oder, um nicht in rein hypothetischen Bahnen den Boden unter den Füßen zu verlieren, von der Zeit an, wo unter den Polen eine Temperatur herrschte, wie jetzt nur unter dem Gleicher. In weiterer Beschränkung kann die gesamte Lehre von den Vulcanen bei Seite gelassen werden, mögen sie auch durch zeitweise oder örtlich gehäufte Ausbrüche wie zu Beginn der Tertiärzeit, den Bestand der Organismenwelt gelegentlich wesentlich beeinflusst und namentlich durch ihre zerstörende Macht Lücken in die Reihen der Lebewesen gerissen haben, wie man etwa daran gedacht hat, das Fehlen aller Amphibien, Reptilien und Säuger auf den Canaren nicht als ein ursprüngliches zu betrachten, sondern den vulcanischen Katastrophen die Auslöschung der gesamten höheren Wirbeltierwelt schuld zu geben. Derartige Erscheinungen sind doch wahrscheinlich immer nur von localem Einfluss gewesen und kommen bei der Erörterung des Ganzen nicht in Betracht. So bleibt denn als das wesentliche die allmähliche Abkühlung und die mit ihr gegebene Volumabnahme des gesamten Erdkörpers, sowie deren Ausdruck in den Faltenbildungen und Brüchen der Stereosphäre. Die Punkte, auf die es hier ankommt, ergeben sich gewissermaßen von selbst, so oft man auch, namentlich in

Einzeldarstellungen, abweichenden Ansichten begegnet. Sie sind die anfangs geringere Ausdehnung des Landes, möglicherweise bereits sehr früh mit den Hauptlinien oder Hauptgerippen der Continente, der allmähliche Zusammenschluss der Inseln, die immer höhere Erhebung der Gebirge, bei allem Wechsel der Faltungsrichtungen und aller Abtragung des Früheren durch die Circulation des fließenden Wassers, — auf der anderen Seite allmähliche Austiefung der ursprünglich flacheren oder gleichmäßigeren Ozeane, bis das heutige Relief des Erdballes herauskommt. Von den Wassermassen, die jetzt den Ozean erfüllen (oder jetzt als Krystallwasser in den Gesteinen festgehalten werden), war zuerst ein gut Teil in der wärmeren Atmosphäre suspendiert, und der Wolkenmantel bildete die hüllende Decke, unter der sich die Temperatur um die ganze Kugel zu tropischem Gleichmaß ausglich. Erst als der Betrag der Zusammenziehung groß genug wurde, um die Falten bis in die kälteren Luftregionen, die unter den Nullpunkt herabgehen, aufzustauen, erst von da an begann die wahre Teilung des Nassen und Trocknen; denn erst durch die auf den noch weniger als jetzt durch Verwitterung gefurchten Hochsätteln niedergeschlagenen und festgehaltenen Mengen gefrornen Wassers wurde der Wolkenmantel genügend gelichtet, um den Sonnenstrahlen bis auf den Erdboden hinab freien Durchtritt zu gestatten. Erst von da an kommt der Winkel in Rechnung, unter dem sie auftreffen, erst von da an vollzieht sich die Zonenscheidung, zunächst mit der durch jene Schneeanhäufungen bewirkten gewaltsamen Abkühlung, die zur Eiszeit führt. Mit ihrer Ableitung durch die zunehmende Furchung der Kettengebirge klingen die Schwankungen allmählich in den Zustand relativen Gleichmaßes aus. Alle diese Anschauungen, die man früher wohl für die Entstehung der uns bekannten Lebewesen verwertete, mögen auch jetzt noch, mehr oder weniger modificiert, richtig sein, aber mit einem gewaltigen Unterschiede, auf den erweiterte Untersuchungen hinweisen. Jene Veränderungen, die man mehr theoretisch erschloss, und die etwa im Diluvium und seiner Glazialzeit mit höchsten Gebirgserhebungen gipfeln sollten, sie haben sich bereits vollzogen in einer Zeit, welche vor den erschlossenen Documenten der Urgeschichte der Organismen zurückliegt. Der stärkste Ausdruck solcher Meinung ist wohl die von Wyville Thomson ausgesprochene und von Huxley aufgenommene Vermutung, dass sämtliche sedimentären Gesteine einst Teile irgend welcher Tierkörper gewesen sein möchten (139). Sie stützt sich teils auf das Eozoon canadense und altsilurischen Grünsand, der aus Ausgüssen von Foraminiferen besteht, teils auf die Auflösung von Globigerinen und Foraminiferen beim Hinabsinken auf den Boden der Tiefsee, wobei dessen roter Schlick den unlöslichen Rückstand bedeutet, und dergl. mehr*). Genauer etwa so: Nachdem das

*) Die große Unsicherheit in diesen Fragen kann kaum besser gekennzeichnet werden, als durch die gegenteilige Folgerung, wonach der rote Tiefseethon aus Bimsstein und Meteorstaub gebildet wird, also einem vulcanischen und einem kosmischen Produkt (9).



Eozoon canadense von der großen Mehrzahl competenter Beurteiler glücklich aus der Reihe der organischen Gebilde gestrichen war und damit eine einigermaßen gesicherte Grenze der Schöpfung in den oberen Lagen des Urthonschiefers gesetzt schien, macht sich jetzt doch vielmehr die Ansicht geltend, dass längst vor dieser Zeit ein sehr reiches Leben, zum mindesten im Wasser geherrscht haben müsse, ja es bleibt schließlich keine einzige Formation sedimentärer Gesteine, deren Sedimentnatur überhaupt erst in neuerer Zeit erwiesen wurde, bis zu den ältesten bekannten Schichten als azoisch zurück. Der Gneiß, der noch vor nicht langer Zeit vielen Geologen nicht als Sediment, sondern als ursprüngliche Erstarrungskruste galt und der in der Hauptsache erst durch die Auffindung wahrer Gerölle unzweifelhaft als Wasserabsatz erkannt wurde, er selbst steht jetzt im Verdacht, versteinerungsreich gewesen zu sein, also nicht azoisch, wie der frühere Terminus lautete. Seine Marmoreinschlüsse zum mindesten werden direkt auf die Wirkung von Lebewesen zurückgeführt. Freilich »die hochgradige Umwandlung, welche die älteren Kalksteine erlitten haben, scheint alle Reste gründlich vertilgt zu haben, und doch müssen wir annehmen, dass der Absatz dieser Kalksteine, welche bis in die Gneißformation hinabreichen, hauptsächlich durch Vermittlung von Organismen im Seichtwasser entstand« (10). Dazu kommt der Graphitgehalt, der vermutlich auf Pflanzen hinweist. Dabei führt die merkwürdige Entdeckung von Trilobiten im feldspatführenden Glimmerschiefer von Vagtsdal und ähnliches zu der Auffassung, dass das krystallinische Grundgebirge nur aus grauwackenähnlichem Gesteine metamorphosiert ist und die krystallinische Struktur kein Maß bedeutet für gleichzeitige Ablagerung, sondern nur für die schließlich jedem Gesteine bevorstehende, durch irgend welche Umstände beschleunigte oder verlangsamte Umwandlung*). Somit wird die Aussicht, über den geologischen Anfang des Lebens je Aufschluss zu erhalten, in immer unsicherere Ferne gerückt, ein Uebel, das sich ertragen lässt, da auch ohne das die Kluft zwischen Hypothese und thatsächlicher Beobachtung so weit gähnte, dass die Chancen, sie je durch positive Erfahrung zu überbrücken, schon jetzt gleich Null waren. Ob die Null sich vergrößert, mag nicht allzuviel verschlagen. — Wohl aber ist es eine andere Reihe von Thatsachen, die in die Continuität der Grundlagen für die organische Schöpfung, wie sie oben kurz angegeben wurden, einen starken Riss zu bringen droht oder eigentlich schon gebracht hat, ich meine die Zeugnisse für jene Eiszeit, die in der paläozoischen oder paläolithischen Periode bereits, wie es scheint, über die ganze südliche Hemisphäre (Australien, Indien, Südafrika) sich verbreitete. Wir hatten glücklich jene Vorstellung überwunden, die, von einer astronomischen Berechnung, aber unrichtigen Schätzung geologischer Zeiträume

---

*) Wie passen zu solcher Anschauung jene Gneißgerölle im Gneiß selbst? Konnten sie anders als in der jetzt vorliegenden Form eingeschlossen werden und in ein anderes Material, als eben der Gneiß jetzt ist? Mussten sie nicht bei der Metamorphose mit aufgebraucht werden und schwinden? (11).

ausgehend und nicht frei von mystisch-religiösen Vorstellungen, eine regelmäßig periodische Wiederkehr der Eiszeit und Sindflut von den Schwankungen der Erdaxe abhängig machte; die Ursachen der einmaligen Diluvialzeit schienen vielmehr in den Gebirgserhebungen gefunden, da kommt diese neue Störung unserer Zirkel. Aus Südafrika und Australien wenigstens lauten die Angaben so bestimmt, es tritt uns das ganze Rüstzeug der Beobachtungen, das uns bei der fast leidenschaftlichen Untersuchung aller diluvialen Glazialspuren in unserem Vaterlande so geläufig ist und in dem verschiedenen Moränenmaterial, in Schliffen und Schrammen, Wanderblöcken u. s. w. besteht, fast mit der gleichen Ausführlichkeit in jenen alten Ablagerungen entgegen, wie es bei der fast modernen diluvialen Vergletscherung als Argument dient für die Bemessung der Ausdehnung, der Richtung und des wiederholten Rückschreitens und Vordringens. Ja die Sache ist bereits soweit in die Berechnung der Paläophytologen einbezogen, dass man den Sprung, der in unseren Ablagerungen die Permflora von der carbonischen trennt, aus jener südlichen Glazialzeit erklärt, die Grenze soll im mittleren Perm liegen. Dort sollen jene riesigen Sigillarien und Lepidodendren und mancherlei Farnformen vernichtet sein, und dort soll sich unter dem Einfluss der klimatischen Anregung eine neue Flora von Calamiten etc. gebildet haben, die dann siegreich auch auf die nördliche Erdhälfte vordrang und, nach allgemeinem Gesetz, die dortige nunmehr veraltete Welt zum Weichen brachte. Aber die Thatsachen reichen viel weiter (12). Die Ausführlichkeit der Beobachtungen macht die südliche permische Eiszeit zur bestbekannten; sie fehlt indes auch dem Norden nicht, in England und Böhmen (Steinkohlengerölle) sind Spuren gefunden. Doch nicht nur dies. Glazialzeiten scheinen sich häufiger wiederholt zu haben, früher und später. Man redet von einer im Silur, man weist darauf hin, dass in unseren Ablagerungen, die doch großenteils aus dem Wasser stammen, mit dem Gestein glättenden, Schrammen verwaschenden Einfluss die Spuren nur schlecht sich erhalten konnten, dass also noch weit öfter große Vergletscherungen stattgefunden haben mögen. Dazu andere Andeutungen, dass früher die Temperaturen vielfach niedriger waren als jetzt. Die Muschelgattungen *Cyprina* und *Astarte*, jetzt polar, waren einstmals allgemein verbreitet, ähnlich die jetzt nur an der südaustralischen Küste lebenden Trigonien. *Selache*, ein Plagiostome aus der Kreide, lebt jetzt bei Grönland, die cyclostomen Bryozoen, früher verbreitet, beschränken sich jetzt vorwiegend auf die kalten Meere (9). (Umgekehrt allerdings jener Beweis, der sich auf die paläozoischen Korallen jenseits des 70 Grades n. B. stützt. Doch sind jene Tiere andere als die recenten Riffbauer). — Wir sind noch nicht so weit, dass wir über die klimatischen Faktoren einer früheren Erdepoche bestimmte Berechnungen über ein allgemeines Maß von Wahrscheinlichkeit hinaus anstellen können, denn die Organismen, aus deren jetzigen Gewohnheiten wir auf die früheren Verhältnisse Analogieschlüsse ziehen, sind, je mehr man zusieht, um so anpassungsfähiger an verschiedene

Temperaturen, wenigstens ließe sich ein Heer von Anomalien gegen die gewöhnliche Abhängigkeit von der Wärme anführen. Aber was soll man sagen, wenn eine ganze Flora, die nach ihrem gesamten Habitus nach den bisherigen Anschauungen in der Gegenwart nur in feuchtem tropischen Boden ihr Gedeihen finden würde, jetzt als ein Produkt einer Glazialzeit hingestellt wird? Uns muss es selbstverständlich fern liegen, in den Streit der Geologen uns zu mischen oder an ihren Angaben zu zweifeln, aber bewusst müssen wir uns werden, dass wir mit sehr vielen Möglichkeiten zu rechnen haben, die bisher in der Entwickelung des Tierreichs noch wenig in Betracht gezogen wurden. Im Ganzen wird für die Zeiten, aus denen Petrefakten auf uns gekommen sind, ein geringerer klimatischer Unterschied von der Gegenwart im Durchschnitt anzunehmen sein, als man bisher vielfach glaubte.

Auch in einer anderen Hinsicht scheint die moderne Geologie zur Annahme einer gewissen Beständigkeit zu neigen, das ist in Bezug auf die Verteilung von Wasser und Land. Wenn auch anfangs nur flache Inseln vereinzelt aus dem Weltmeer auftauchten, so dürften doch die Sockel der Continente seit sehr langer Zeit sich wenig verändert haben. Freilich finden wir überall beinahe marine Ablagerungen auf dem Festlande, aber doch vorwiegend aus flacherem Wasser, wiewohl auch Tiefseebildungen, wie die Kreide, nicht fehlen. Dennoch dürften die allgemeinsten Umrisse sich insofern gleich geblieben sein, dass weder der indische Ozean einst ein Lemurien bildete, noch die Südspitzen der Continente durch ein antarktisches Festland verbunden waren, sondern von uralter Zeit war die nördliche Erdhälfte die landreiche.

Noch eine Idee ist es, die gelegentlich als Hypothese aufgetaucht war, meist aber schon wieder als unhaltbar verlassen wurde, welche in das uns beschäftigende Problem hineinspielt, die Sage von dem salzfreien Urmeer. Jetzt kennen wir, von Einzelheiten abgesehen, keinen größeren Gegensatz, als Salzflut und Festland. Das Süßwasser wurde als Mittelglied aufgefasst. Sollte es sich erweisen lassen, dass alles Wasser, auch der Ozean, ursprünglich süß gewesen wäre, so würden wir damit natürlich einen äußerst wertvollen Stützpunkt gewonnen haben, von dem wir ausgehen könnten, vom Süßwasser aus wäre nach der einen Seite die marine, nach der anderen die Landfauna abgezweigt. Wir werden sehen, dass viele Thatsachen auf eine ähnliche Bedeutung des Süßwassers hinweisen, und dass es in der Schöpfungsgeschichte in vielfacher Hinsicht eine derartige Mittelstellung eingenommen hat. Nichts also willkommener als ein salzfreies Urmeer (13). Leider werden es uns die Geologen (auch abgesehen von der etwas abenteuerlichen Begründung seines Entdeckers) nicht zugestehen, und eine einfache theoretische Erwägung, von der KANT-LAPLACE'schen Hypothese ausgehend, führt weit eher zum Gegenteil. Gerade die Zurückverschiebung des organischen Lebens bis in die Gneißformation, also von gewöhnlicher Annahme noch über die mächtige Glimmerschieferperiode zurück, würde eher für einen größeren Salzreichtum des Meeres sprechen, da Natriumchlorid, so gut

als der damit so gern vergesellschaftete Gyps, im Gneiß fehlen. Man müsste sich also notdürftig mit der Annahme nachheriger Auslaugung behelfen. Von den Schichten an, welche Salzlager einschließen und die bekanntlich alt genug sind (zum mindesten Zechstein), hat man wohl nur an einen Kreislauf zu denken, an abwechselnde Ausscheidungen in Folge von Übersättigung durch locale Verhältnisse, Abschluss von Binnenmeeren, starke Verdunstung durch Wüstenwinde, die über Buchten streichen u. dergl., und an Auslaugungen der früheren Niederschläge, — beides Vorgänge, wie sie in der Gegenwart so vielfach sich vollziehen. Steigt man aber weiter hinauf in so jugendliche Stadien unseres Planeten, wo die erste Kruste noch Gluthitze hatte oder ihr nahe war, dann ist es selbstverständlich, dass in dieser Kruste nur die feuerbeständigen Mineralien, vor allem die Verbindungen der Kieselsäure (Phosphorsäure u. dergl.) sich halten konnten, während die große Menge der übrigen Chemicalien der Hauptsache nach zu den Bestandteilen der Atmosphäre gehörten. Mit der Abkühlung bis zur Bildung eines kochenden Meeres musste sich, um den Ausdruck zu gebrauchen, zuerst die Atmosphäre reinigen und mehr oder weniger auf das heutige Gasgemenge zurückführen, indem alle löslichen Bestandteile vom Meere aufgenommen wurden, das eine viel concentriertere und zusammengesetztere Mischung von Lösungen darstellte, als heute. Erst mit seiner Abkühlung machte auch der Ozean eine Art von Reinigungsprozess durch, indem alles, was bei der niedrigeren Temperatur nicht mehr gehalten werden konnte, sich zu Boden setzte. Es ist ganz bestimmt äußerst schwierig, über die Zusammensetzung der Lösungen zu der Zeit, als Eiweißentstehung möglich war, sich ein Urteil zu bilden, und fraglich, ob Speculation und Erfahrung je zu einer praktischen Antwort auf diese Frage gelangen werden; soviel aber steht wohl fest, dass diese Lösung in früherer Zeit, wenn überhaupt anders, nur concentrierter gedacht werden kann, so lange wir überhaupt an der Ableitung aus einem glutflüssigen Zustande festhalten. Warum aber gerade das Kochsalz jener Lösung gefehlt haben und nicht vielmehr reichlicher darin vorhanden gewesen sein soll, ist schwer einzusehen. Und so werden wir leider auf das salzfreie Urmeer verzichten müssen.

In Summa werden wir zu dem Schlusse kommen, dass in früherer, aber uralter Zeit, als bereits Organismen die Erde belebten, ein gleichmäßig tropisches Klima herrschte*) und dass als Ursache dieser Wärmeausgleichung die viel größeren in der Luft suspendierten Wassermassen gelten müssen. Es herrschte eine allgemeine schwüle Wärme und eine stärkere Nebel- und Wolkenbedeckung, wie wir sie jetzt wohl von manchen tropischen Sumpfniederungen kennen oder von ozeanischen Inseln der

*) Darf man im Interesse früheren Gleichmaßes auch die Theorie geltend machen, welche die Flutreibung zu stetiger, wenn auch geringer Verlängerung des Tages in Rechnung zieht? (1). Ein kürzerer Tag in alter Zeit musste ausgleichend wirken bezüglich der Gegensätze von Bewölkung und Aufklärung, Kälte und Hitze, ozeanischem und Continental-Klima.



wärmeren Erdstriche, wenn sich etwa Wolken und Nebel in einem Krater festsetzen, dessen See zu solchen Zeiten sein Wasser mit dem atmosphärischen zu mischen scheint, wie es mir von den Azoren her in lebhafter Erinnerung steht. Natürlich musste das Land selbst reicher befeuchtet werden. Dass es an heftigen elektrischen Entladungen nicht fehlte, dafür zeugen die sogen. versteinerten Regentropfen des Silur, d. h. Unebenheiten des Bodens, wie sie nur von kurzen heftigen Platzregen erzeugt werden. Solche aber sind schwerlich ohne Gewitter zu denken. Besonders einflussreich war die Wolkendecke für das Licht, das weder so grell noch so direkt war, als wir es jetzt haben. Ein großer Teil wurde durch den Dunstkreis absorbiert und in Wärme umgesetzt, und nur die längeren Wellen auf der roten Seite des Spektrums drangen durch den Nebel, ähnlich wie jetzt die Sonne rot durch den Dunst scheint oder vor einigen Jahren die prachtvollen Dämmerungserscheinungen, meist auf Krakatoastaub zurückgeführt, den Himmel röteten. Natürlich existierte nur diffuses Licht, wie es jetzt im Wasser herrscht. Lauter Verhältnisse der Bewölkung, Erwärmung und Beleuchtung, welche den Übergang vom Wasser aufs Land erleichtern mussten*). Erst mit dem Zerreißen der Wolkendecke (durch die Schneebildung auf den Hochgebirgssätteln?) drang die Sonne durch, erst seitdem konnte das Land wirklich abtrocknen, erst seitdem emancipierte sich das Festland immer mehr vom Wasser, und mit dem Land seine Bewohner.

C. Die Abhängigkeit der Pflanzenwelt vom Land.

Die moderne Einteilung des Pflanzenreichs stellt nach Leunis-Frank (7) 13 Klassen auf, 3, die Di- und Monocotylen und die Gymnospermen, entfallen auf die Phanerogamen, 10 auf die Sporenpflanzen, davon 6, die Rhizocarpeen oder Wasserfarne, die Selaginellen, Lycopodien, Equiseten, Ophioglossen und Farne, auf die Gefäßkryptogamen, dazu kommen die Moose und die drei als Thallophyten zusammengefassten Klassen der Flechten, Pilze und Algen. Von allen diesen sind höchstens die beiden niedrigsten, die Algen und Pilze, im Wasser entstanden, ja bei den Pilzen muss man gegründeten Zweifel hegen, zum mindesten gehören die höheren Formen dem Lande an**). Ebenso verdanken alle übrigen 11 Klassen lediglich der Anpassung an's Trockne ihre Existenz, sie sind Landpflanzen oder zum mindesten dem Lande entstammt, —

*) Bezüglich der Luft- oder Himmelsfärbung darf man wohl schließen, dass nach einander rotes, oranges, gelbes und schließlich weißes Licht herrschte. Zuerst drang bloß Rot durch, dann auch Orange und Gelb, die sich mit dem Rot mischten Als Grün dazu kam, ergänzte sich's mit Rot zu Weiß und Gelb blieb; ebenso musste Blau und der übrige Rest in regelmäßiger Ergänzung zu Weiß führen.

**) Nach ihrem physiologischen Verhalten wird man die Pilze, wenigstens die niedrigsten, die Bakterien, ebensogut für Tiere ansprechen dürfen; doch soll solche Möglichkeit hier noch nicht berücksichtigt werden.



eine gewiss beachtenswerte Thatsache, die es uns fast zur Pflicht macht, einleitend ein wenig dabei zu verweilen, da hier, bei den einfacheren Verhältnissen der Pflanzenwelt, sich die gesetzmäßige Umbildung am besten verfolgen lässt. Zudem gehört die Entwickelung der Pflanzenwelt notwendig hierher, da sie geradezu Etappen bildet für die Auswanderung der Tiere. — Als ursprüngliche Meerespflanzen haben allein die Algen zu gelten. Sie sind entweder zeitlebens schwimmend und dann einzellig oder an der Küste festgewachsen, und hier wieder beschränkt, insofern sie nur auf Felsen zu haften vermögen, nicht aber, weil wurzellos, im beweglichen Schlick- und Sandgrunde. Die schwimmenden sind im wesentlichen Algen, die kleinen Diatomeen und etwa jene vielfach phantastischen Gestalten der Dinoflagellaten, Peridinien und Ceratien, die trotz Chlorophyll, Stärke und Cellulose ebenso oft dem Tierreich zugezählt werden, Geschöpfe, deren Bedeutung zumeist durch die Planktonuntersuchungen in das rechte Licht gerückt ist. Alles was sonst im Meere treibt, jene ungeheuren Tangmassen der Sargassoseen, ist doch nur auf die Ufervegetation zurückzuführen (von den neuerdings wiederholt aufgefundenen blattförmigen Gebilden größerer Tiefen abgesehen). Freilich sind sie recht geeignet, den Vorteil der Seepflanzen vor denen des Landes zu zeigen. Die Befestigung am Ufer hat hier keinen anderen Zweck, als lediglich den, der in dem Worte liegt, d. h. einen Fixationspunkt zu erhalten meist mittelst einer Art von Haftscheibe. Aber es fehlt jede Beziehung zur Ernährung, wenn sie nicht lediglich darin besteht, dass das Meerwasser in der Litoralzone durch das Auslaugen der Gesteine unausgesetzt sich mit mineralischen Substanzen sättigt, deren Überschuss zwar bei der unausgesetzten Diffusion und Brandungsbewegung analytisch kaum nachzuweisen sein wird, immerhin aber die Tangwälder vorteilhaft an der Quelle situiert sein lässt (der Schlick und Sand der Sedimente besteht ja nur aus schwerlöslichen Gesteinsresten, von denen sich die Salzlösung der See zumal bei höherer Wärme so wunderbar rasch durch Niederschlag befreit). Die Nahrungsaufnahme geschieht bekanntlich, ebenso wie der Gasaustausch der Atmung durch die gesamte, unveränderte Oberfläche, daher eigentlich die Bedingungen günstig genug liegen, um einer unbegrenzten Vegetation Raum zu lassen. Jede Stelle der oft gewaltigen Pflanzen ernährt sich, atmet und wächst für sich, ohne Rücksicht auf die übrigen Teile; was sie assimiliert, bringt sie in der Zellteilung zum Ausdruck, und damit ist sie fertig. Abgabe des erworbenen an entlegene Teile ist ebenso ausgeschlossen als Differenzierung überflüssig oder doch sehr reduziert. Eine derartige Gunst der Vegetationsbedingungen kommt vielleicht in den Riesenformen der einzelligen Siphoneen am besten zur Erscheinung, wie man denn ein kopfgroßes Codium (Schwammtang) anfangs (ich gedenke eigner Täuschung) für einen der größeren Schwämme hält, d. h. einen Tierstock, dessen Zellen wohl nach Millionen zählen. Andererseits sind es dieselben Vorteile der Ernährung und Atmung, welche es den losgerissenen Tangstücken erlauben, ohne jede Schädigung der individuellen Organisation

oder ohne irgendwelche Neuanpassung oder -erwerbung, im Ozean frei treibend weiter vegetiren, wo sie dann gegen die Mitte der großen Meeresbecken seit alter Zeit zusammengestrudelt wurden und einer nach Form und Farbe besonderen ihr angepassten Fucoideen- oder Sargassotierwelt die Entstehung gaben. Die Sargassoflora aber ist wohl der großartigste Ausdruck monotoner Flora überhaupt, da doch alle jene uniformen Pflanzenanhäufungen auf dem Lande, wie etwa Prairien oder Moore, stets eine Menge andersgebauter, vom Gros differenter pflanzlicher Gäste beherbergen. Nächstdem dürfte in der Litoralzone die einfachste Florenscheidung gefunden werden, da oben zwar grüne Moose, braune Fucoideen und rötliche Corallinen durcheinandergehen, nach der Tiefe zu aber meist sehr bald die Farben sich sondern, indem namentlich die zierlichen Florideen rosenrote Wiesen mit sympathisch gefärbter Tierwelt erzeugen. Die sympathische Färbung der Wiesen kenne ich von den Azoren, wo auf grauem vulkanischem Sande mit roter Vegetation graue und rote Tiere hausten (14). Die Abhängigkeit von der Beleuchtung zeigen Krümmel's Zusammenstellungen (15). In Neapel vermögen die Florideen oberhalb einer Tiefe von 50 m nur im Winter und Frühling zu gedeihen, während die grelle Sommersonne sie, natürlich außer unter Felsenschutz, abtötet, so dass sie nur in tieferem Wasser fortkommen. An Nowaja-Semlja und im Skagerrak erreicht umgekehrt mit 40 m Tiefe die Algenflora im wesentlichen ihre untere Schranke, und die Florideen beginnen unterhalb 5 m. Eine auffällige Sache bleibt es, dass das reine Chlorophyll*) an die oberen Schichten sich hält, ebenso wie seine braunen Abänderungen, das Diatomin, oder seine Verquickung mit Phycoxanthin bei den Diatomeen, und das Phäophyll der Fucoideen, während das Rhodophyll die tiefer wachsenden Florideen schmückt. Sollte man nicht, so recht im Gegensatz zu den Schauorganen auf dem Lande, hier einen einfachen Zusammenhang mit den früheren Zuständen der Erde vermuten? Es ist freilich schwer und noch keineswegs bestimmt ausgemacht, wie das Licht bei zunehmender Meerestiefe sich verhält. Krümmel u. a. konstatieren aber eine wichtige Thatsache, dass hauptsächlich die nach dem Rot zu gelegene Hälfte des Spektrums absorbiert wird, während die blaue tiefer eindringt, daher eine weiße Scheibe bei Versenkung entsprechend in den Farben dieser Hälfte erscheint. Die Frage wird viel einfacher, wenn man annimmt, wie wir es oben gethan, dass in früherer Zeit vom Sonnenlicht durch den Dunstkreis der Atmosphäre so viel absorbiert wurde, dass vorwiegend die roten Strahlen durchdrangen. Das Grün des Chlorophylls aber ist einmal die Complementärfarbe zu Rot und am meisten geeignet, rote Wellen auszulöschen, andererseits musste es wohl in bestimmter alter Zeit die äußerste Grenze des Spektrums nach der violetten Seite hin darstellen. Nun kann man sich auf verschiedene

*) Die *Halosphaera viridis*, eine kuglige Alge, welche in Tiefen von 1000 bis 2000 Meter von der Planktonexpedition gefunden wurde, scheint nur in gewissen Ruheperioden hinabzusinken, ohne dabei zu assimilieren (23).

pflanzenphysiologische Standpunkte stellen und entweder das Chlorophyll als einen Licht auffangenden Apparat betrachten oder als Schutz gegen zu starke Insolation, welche beide mit der besonderen Anhäufung an der Oberseite der Blätter im Einklange stehen. Im letzteren Falle würde das Chlorophyll, als Complementärfarbe zum Rot, möglichst viel vom alten Lichte auslöschen; besser und mehr im Einklange mit allgemeinen Anschauungen passt wohl der andere, dass es eine Anpassung ist an den äußersten Teil eines alten Spektrums mit den kurzwelligen, chemischen Strahlen. Es wäre also bestimmt gewesen, möglichst viel von solchen aufzufangen und der Pflanze zuzuführen. Damit stimmt vortrefflich eine andere Eigentümlichkeit. Es wäre zu erwarten, dass bei weiterer Trockenlegung statt Grün Blau und Violett die vorherrschende Blattfarbe würde. Das ist nicht eingetreten. Wohl aber hat das Chlorophyll die Fähigkeit, wie ich glaube, erst erworben, durch Fluorescenz auch das blaue und violette Licht aufzufangen. Damit stimmt die Thatsache, dass die meisten der alten Pflanzen, vor allen Dingen der größere Teil der Farnkräuter, den Waldesschatten, in den vermöge der Blätterkrone besonders grünes Licht eindringt, bevorzugen, eine atavistische Erscheinung. Unter dieser Annahme wird aber die rote Färbung der tiefer im Meere wachsenden Florideen ebenso erklärlich. Denn da das Licht und mit ihm die Pflanzenwelt nach der Tiefe zu relativ sehr schnell ausgelöscht werden, so mussten die in der Dämmerung wachsenden Rottange um so mehr von den ihnen zusagenden Strahlen profitieren, je mehr sie ihre Färbung denselben anpassten. Wie denn rotes Licht wohl durch rotes Glas vollkommener hindurch dringt, als durch irgend anders gefärbtes oder vielleicht selbst durchsichtiges. Sie weichen aber vor den stärker brechbaren Strahlen zurück, sobald dieselben intensiver werden, weil sie zur Zeit ihrer Bildung noch nicht zu ihnen durchdrangen und ihnen daher abhold sind. Das Ganze ist eine Hypothese, aber sie mag zum mindesten hier eine berechtigte Stelle beanspruchen, als sie auf die großartige Einfachheit der Meeresgewächse hinweist nach Ernährung, Atmung und der beide beeinflussenden Beleuchtung*).

Das alles musste anders werden auf dem Lande. Da die Pflanze die Nährstoffe nicht im festen Zustande in sich aufnimmt, um sie dann auszusaugen, sondern da sie dieselben unmittelbar im gelösten verlangt, ist sie mit Notwendigkeit auf das Wasser angewiesen. Es treten also auf dem Trocknen zunächst die widerstrebenden Anforderungen an sie heran, die äußere Membran undurchlässig zu machen und andererseits für den osmotischen Nahrungsstrom durchgängig zu erhalten, eine Aufgabe, die schließlich nur durch Arbeitsteilung zu lösen ist. Dazu kommt bei jeder Größenzunahme ein immer erhöhtes Bedürfnis nach Stützorganen, das zur Skeletbildung führt. Die Atmung oder Gasernährung macht weniger Schwierigkeiten, da sie über die ganze Oberhaut ausge-

*) Auf das Rot, das auch bei vielen altertümlichen Landalgen weit verbreitet ist, kommen wir zurück (s. Cap. 27).



dehnt bleibt. Selbst da, wo sie bei gesteigerter Festigkeit derselben nicht mehr direkt thunlich ist, sondern nur durch Aufnahme von Luft in besonders zu schaffende intercellulare Lücken den Atmungszellen den Gasaustausch ermöglichen kann, bleiben die Atemporen oder Spaltöffnungen zwischen ihren Schließzellen über die ganze Oberfläche, oder doch einen großen Teil zerstreut und immer flächenhaft ausgebreitet, es kommt zu keinem besonderen Respirationsorgane im Sinne der Tiere, wobei der Unterschied von Sauerstoffatmung und Kohlensäureaufnahme unberücksichtigt bleiben kann.

Immerhin sind die Atmung, die Epidermisbildung und das Skelet die drei Hauptpunkte, die bei der Landanpassung durch die Verschiedenheit des Mediums bedingt werden. Alle Differenzierungen der Farben und Schauorgane laufen bekanntlich auf die Beeinflussung der Tierwelt hinaus.

Die ersten Pflanzen, die auswandern, können natürlich nur Algen sein, und sie sind zunächst bei der größten Feuchtigkeit in alter Periode mit Leichtigkeit ausgewandert. Haben wir doch jetzt selbst so hochentwickelte Algen, wie die Ulven, die zugleich Vertreter im See- und Süßwasser und auf dem Lande besitzen. Dass einzellige Algen jetzt noch überall gedeihen, wo sie nur temporär genügende Feuchtigkeit finden, ist bekannt, die höchste Steigerung des Eroberungszuges zeigen vielleicht jene beiden Species, die auf und in den Haaren der Faultiere wuchern (16), was namentlich insofern als eine ganz besondere Leistung erscheint, als die Faultiere nicht Freunde der eigentlichen feuchten Waldluft sind, sondern den Cecropien auf den Blößen nachgehen oder nachklettern (375). Der erste Schritt, des Wasseraufenthaltes entraten zu können, ist wohl die Umhüllung mit einer besonders hygroskopischen Zellmembran oder mit abgeschiedenen Schleimschichten, die das Wasser festhalten, wie namentlich bei den Gallertalgen oder Nostochaceen, die mit Vorliebe das Land in der Nähe des Wassers, an der Schattenseite der Bäume, feuchten Felsen bewohnen. Sie nehmen gewissermaßen ihren Wasservorrat mit oder haben die Feuchtigkeit der Luft condensieren gelernt. Sie passen sich nicht eigentlich dem Lande an, sondern machen ihre Wohnorte auf dem Lande selbst zu Wasseransammlungen, eine charakteristische Eigentümlichkeit der niederen Pflanzenwelt, auf Grund deren sich die verschiedenen Trockenheitsstufen entwickelt haben*). Zunächst die Flechten, jene wunderlichen Symbionten, bei denen zum frischeren Algengedeihen der Pilz hinzutritt, der an und für sich als Schmarotzer auf feuchte Unterlage angewiesen ist. Hier erreicht die Wassergier der Gallertalgen ihre höchste Anwendung, hier wird auf einfachster Basis bereits eine größere Landpflanze geschaffen, welche, Trocknis überstehend, alle Feuchtigkeit nach Möglichkeit zusammenhält und in ihr, noch ohne alle Abgliederung und Arbeits-

*) Einen besonderen Trockenschutz erhalten manche sehr einfache Algen an den Wänden unserer Gewächshäuser etc., durch abgeschiedene Kalklamellen (17).



teilung, nach Art der Wasserpflanzen vegetiert. Die Moose, wenigstens die Laubmoose, zeigen den Fortschritt, dass sie bereits in ihren Stämmchen Skelet- und Leitungsorgane, in ihren Adventivwürzelchen Werkzeuge der Nahrungsaufnahme und in ihren Blättern Assimilations- und Respirationsorgane differenzieren. Aber noch ist kein Schutz gegen das Austrocknen gegeben, die einzige Zellschicht der Blattspreite hat, da sie in toto der Atmung dient, noch keine stärkere Epidermis ermöglichen können*). Noch also sind diese monotonen Pflanzenräschen in hohem Maße auf völlige Durchtränkung mit Feuchtigkeit und zum mindesten auf einen Feuchtigkeitsgehalt der Luft, wie er im allgemeinen in frühester Zeit oder später an bestimmten Localitäten herrschte, angewiesen. Daher noch ihre hohe Hygroskopicität**), die sie uns für das Feuchthalten höherer, d. h. echter Landpflanzen, die wir etwa verpacken wollen, wertvoll macht. Die Natur bedient sich ihrer bekanntlich in derselben Weise, als Regulatoren der Feuchtigkeit nicht nur für die Circulation des Süßwassers an den Abhängen (in den immer feuchten Auewäldern, wie bei Leipzig, treten sie sehr zurück) oder auf offener Fläche bei den Mooren, sondern ebenso zur gleichmäßigen Wurzelbefeuchtung der höheren Holzgewächse. Die Moose wie die Flechten sind eine Art von Übergang vom Land zum Süßwasser, eine Etappe, die für die Tierwelt wichtig geworden ist. Aber es muss bei allen diesen Nostochaceen, Flechten und Moosen darauf hingewiesen werden, dass sie in gewisser Weise gleich das höchste Maß der Landanpassung erreichen, da sie dürre Zeit durch völliges Austrocknen zu überstehen vermögen.

Den Moosen würden sich vielleicht die Selaginellen anschließen, die im feuchtwarmen Klima ähnliche, doch weniger dichte Rasen herstellen und unter Umständen, wie die *Selaginella lepidophylla*, die Auferstehungspflanze, vom völlig getrockneten Zustande wieder aufzuquellen vermögen.

Mit ihnen sind wir in die Gefäßpflanzen eingetreten, die man auch wohl als echte Wurzelpflanzen bezeichnen könnte, sie, die zwar mit ihren Blättern noch Salznährlösungen aufzunehmen vermögen, in der Natur aber darauf verzichten und lediglich die Wurzeln zur Resorption benutzen. Damit sind selbstverständlich die Leitungsbahnen, die Gefäße, notwendig, und die neueren Arbeiten scheinen ja immer mehr darauf hinzuweisen, dass auch bei den höchstentwickelten Holzpflanzen die Saftleitung sich nicht, wie man wohl annahm, auf das Cambium beschränkt, sondern in der Hauptsache den Gefäßbahnen folgt. In den Wurzeln aber läuft die Differenzierung auf eine möglichst energische Ausnutzung des Bodenwassers hinaus. Der Vegetationspunkt mit der

---

*) Viele Lebermoose tragen an der Unterseite besondere Wassersäcke, oft blos an manchen Blättern, bei *Lejeunia, Frullania*; werden sie feucht cultiviert, so fehlen bisweilen die Säcke gänzlich. Bei *Colura* und *Physidium* werden sie durch eine zarte Klappe verschlossen (18).

**) Die stärkste Austrocknungsfähigkeit haben naturgemäß epiphytische Moose erlangt, z. B. *Radula complanata*.

Wurzelhaube beteiligt sich zunächst nicht, um so mehr aber die dahinter gelegene Strecke, welche durch die Wurzelhaare die Absorptionsfläche vergrößert und durch Verschmelzung derselben mit den Bodenteilen die höchste Ausnutzung erzielt, indem sie die wasserhaltende Kraft des Bodens überwindet. Interessant ist es, an bekanntem Beispiel (7) die Abstufungen zu verfolgen, die durch die verschiedenen Bodenarten gesetzt werden. Tabak welkt in Gartenerde, deren Sättigung eintritt, wenn das Wasser 46 % des Trockengewichtes ausmacht, dann, wenn die Wurzeln diesen Gehalt auf 12,3 % herabgedrückt haben, — im Lehmboden mit 52,1 % Sättigungswasser bei Herabdrückung auf 8 % und im Sandboden mit einer Sättigung von 20,8 % bei Herabdrückung auf 1,5 %. Das Beispiel deutet zugleich die Gegensätze etwa vom humusreichen Wald, dem schweren Wiesen- und dem Sandboden der Wüste an. Derselbe Tabak fängt aber unter allen Umständen bei jeder Wassersättigung des Untergrundes an zu welken und zeigt damit zugleich die Abhängigkeit von der Wärme, wenn die Bodentemperatur auf + 3,5° C., Kürbis bereits, wenn sie auf 5° herabsinkt.

So fällt der Wurzelausbildung neben der Befestigung die Hauptaufgabe bei der Landanpassung zu, die Wasserversorgung (mit den mineralischen Nährstoffen zugleich). Auf dieser Grundlage entstehen die Cryptogamae vasculares und die Phanerogamen. Der harte Holzstamm wird die Stütze; der Einfluss des Mediums, der Luftbewegungen, erzeugt das biegungsfeste Gewebe des Bastes. Die Temperaturschwankungen werden durch die Korkerzeugung wett gemacht. Die Blattorgane mit immer besser stützenden und leitenden Gefäßbündeln gehen mehr in die Breite, die stärkere Besonnung lässt das Chlorophyll, nachdem eine der Trocknis entgegenwirkende helle Epidermis differenziert ist, an der Oberfläche im Palissadengewebe sich verdichten, die Atemluft wird, möglichst kühl und feucht, an der beschatteten Unterseite aufgenommen durch entsprechende Verlagerung der Spaltöffnungen. Von welcher Bedeutung aber die Einflüsse des Mediums, der Luftströmungen und Wärmeunterschiede, letzterer in stärkster Ausprägung in den höheren Breiten mit ihrem Saisonwechsel, auf die Entwickelung des Pflanzenkörpers sind, das zeigen in höchster Potenz unsere dicotylen Laubbäume, wenn sie jedes Jahr in regelmäßiger Schichtung nach innen vom Cambium einen neuen Skeletring, nach außen einen neuen Schutzmantel der Rinde erzeugen*). Ihnen stehen in Anpassungsvollkommenheit nahe die Gymnospermen, hinter ihnen zurück bleiben die ohne Jahresringe verdickten Stämme der Monocotylen, der Palmen etc., die dann auch auf die früher verbreiteteren klimatischen Faktoren gleichmäßiger Feuchtigkeit und Wärme angewiesen sind. In welcher Unmittelbarkeit hier die Meteore noch einwirken, das zeigen z. B. Kononczeck's

*) Für das Verhältnis zur Tierwelt ist diese Cambiumschicht von höchster Wichtigkeit geworden, da sie im Leben die saftreichste Stelle, noch mehr aber nach dem Tode die zuerst verwesende, welche durch Pilzwirkung in Moder zerfällt, darstellt (s. Cap. 28).

Untersuchungen über die locale oder einseitige Hartschichtigkeit des Holzes. Die Jahresringe der Kiefer und Fichte sind danach meist excentrisch, ihre Breite kann auf der einen Seite um das hundertfache die der anderen übertreffen, und die breiteren Teile sind härter und schwerer. Der Grund liegt teils in der Schwere, wie sich an krummgewachsenen Stämmen und horizontalen Zweigen ergiebt, die auf der Unterseite stärker entwickelt sind, teils in der Summe der Aeste, was man am Waldrande beobachtet (19). Diese aber ist unmittelbar abhängig von der freien Lage, d. h. von der Exposition an die frei einwirkenden Meteore. Selbst der Unterschied zwischen Gefäßkryptogamen und den niederen, d. h. windblütigen Samenpflanzen scheint auf die Emancipation des Landes vom Wasser hinauszulaufen, denn erst eine trocknere, wenigstens nebel- und regenfreie Luftströmung sichert den anemophilen die Befruchtung, wie den durch den Wind auszustreuenden Samen die Verbreitung, worauf so viele Einrichtungen, die wie beim Löwenzahn die Aussaat bei nassem Wetter verhindern, hinweisen. Die Entomophilie mit den bunten Schauorganen endlich kann erst auf Grund der Anemophilie sich entwickeln, Hand in Hand mit der Herausbildung der Insektenwelt in ihren moderneren, blütenbesuchenden Formen (wovon später). Die Heranziehung der Schnecken und zwar vorwiegend der älteren Nacktschnecken zur Aussaat oder Befruchtung weist auf frühere Feuchtigkeit hin, wie sie denn hauptsächlich für Kryptogamen, die höheren Pilze oder Basidiomyceten nämlich, in Betracht kommt, zumal am Waldboden, zu dem der Wind nicht gelangt. Alle die anderen Fälle, wo Nacktschnecken zur Befruchtung von Aroideen, oder *Agriolimax laevis* von Leucanthemum vulgare bei Regenwetter dienen sollen (20), dürften, nach meinen Erfahrungen, erst in zweiter Linie kommen als mehr zufällige, jedenfalls nicht primäre Erscheinungen, von denen die Pflanzen gelegentlich Nutzen ziehen mögen, aber nur eben gelegentlich (s. Cap. 28).

So geht die Anpassung an's Land allmählich, aber continuierlich vor sich, bis zu jenen Extremen, die schließlich Steppe und Wüste bevölkern. Sie haben wieder jene besonderen Differenzierungen erzeugt, die, wie die Rinde der Bäume, meist auf eine möglichste Herabdrückung der Verdunstung hinauslaufen. Sie kann auf verschiedenem Wege erreicht werden, zumeist durch größte Sparsamkeit in der Oberflächenausdehnung, wie bei den Succulenten, am stärksten bei Cacteen und Euphorbien, welche, die Blattflächen sparend, das assimilierende Gewebe auf den Stamm zurückschieben (18), oder bei jener Welwitschia der Karoo, deren Stamm im trockenen Boden sich verkriecht und nur zwei gewaltige Blätter hervorstreckt (7). Hierher gehört ebenso die bis zur Nadelform herabgedrückte Blattfläche so vieler Haidepflanzen; hierher ebenso die starke Abscheidung ätherischer Öle in Stamm und Blättern bei vielen, trocken heiße Abhänge bewohnenden Halbsträuchern, namentlich Labiaten, die sich durch Verdunstung abkühlen, wie wir unsere Zunge durch Pfefferminzöl, oder jener Fettüberzug, der u. a. den Meerkohl, *Crambe*

maritima, auf unseren Dünen gegen Verdunstung so gut wie gegen Brandung und Regen schützt (91), hierher gehört endlich die Verlagerung der Spaltöffnungen in Vertiefungen, in denen die Luft sich staut als ein Hindernis gegen unmittelbare Einwirkung der äußeren trocknen und trocknenden Strömungen, sei es in die größeren Furchen und Risse der Oberfläche wie bei den Cacteen, sei es durch Bildung besonderer Vorhöfe, wie sie SCHWENDENER als »Steppenzeichen« auffand (22), bei manchen Cyperaceen von Grönland, dessen Boden sich, wenn auch nur für ganz kurze Zeit, ganz außerordentlich erhitzen kann (auf 40—50°?). Es ist gewiss bemerkenswert, dass unter allen den Wüstenpflanzen, soweit sie Einzelindividuen, d. h. keine Flechten sind, die charakteristischsten Trockenformen durchweg dicotylen Pflanzen angehören, d. h. den zuletzt unter dem Einflusse des Continentalklimas erst erzeugten, während ältere, wie die monocotylen Cypergräser, nur durch ganz partielle Ummodelung die Anpassung mitmachen konnten.



Fig. 1. Querschnitt durch eine eingesenkte Spaltöffnung von *Carex vesicaria* (nach SCHWENDENER).

So ist die Pflanzenwelt durchweg bestrebt, dem Einfluss der zunehmenden Trocknis entgegenzuarbeiten und sich den nötigen Wasservorrat zu sichern. Die Mittel, die zum Teil schon erwähnt sind, lassen sich etwa folgendermaßen gruppieren: die niederen Pflanzen, die zuerst auswandern, sind hygroskopisch, so die Algen, vor allem *Nostoc*, die Flechten, die Moose. Durch Verwesung der ersteren, Vermoderung der Wurzeln, Laubfall u. dgl. wird eine Humusschicht erzeugt, die wiederum stark wasserhaltend ist und den höheren Pflanzen den Mangel der Hygroskopicität ersetzt, die Rasenbildung der Gräser wirkt entsprechend, die quellenden Wiesen ähnlich der Wald mit seiner Moos- und Humusschicht und der durch das Kronendach herabgeminderten Verdunstung, jedenfalls ist es die complicierteste Gemeinschaft, die auf diesen Zweck hinarbeitet; man kann hier die **Epiphyten** der Tropen anreihen, die wie namentlich jene

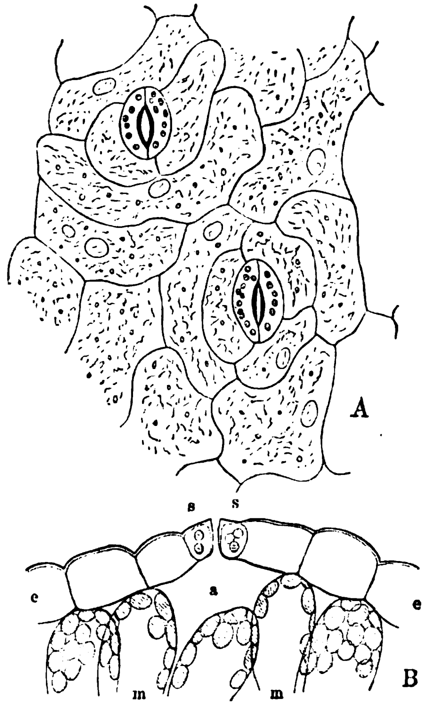


Fig. 2. Oberhaut eines Blattes von *Rumex sanguineus*. *B* im Querschnitt. *s* Schließzellen, *e* Epidermis, *a* Atemhöhle, *m* Chlorophyllhaltige Zellen. (Nach LEUNIS-FRANK).

Bromelien aus dem ältesten Waldgebiet der Erde, dem brasilianischen Urwald, in schüsselförmig vertieften Blättern Wasserbecken erzeugt haben*). Endlich das wichtige Gesetz, nach welchem sich die Verdunstung bei den Pflanzen überhaupt regelt. Die Transpiration, die durch den Wind auf mehr als das Doppelte erhöht werden kann, nimmt ab bei höherem Wassergehalte der Luft (ohne allerdings bei völliger Sättigung ganz auf Null herabzusinken wegen der durch den Stoffwechsel bedingten Selbsterwärmung), sie nimmt ebenso, was hier viel wichtiger ist, ab bei sinkendem Wassergehalt des Bodens, daher nach Regen die Luft ganz besonders feucht ist über pflanzenbedecktem Gelände. Hierin liegt einerseits eine wesentliche Wasserersparnis, andererseits erscheinen die Pflanzen geradezu bestrebt, die Austrocknung des Klimas hintanzuhalten.

Den höchsten Grad der Trockenanpassung erreichen die Pflanzen außer jenen merkwürdig hygroskopischen niederen Formen schließlich in Sporen und Samen, welche letzteren aber in ihrer Widerstandsfähigkeit nicht nur gegen die trockne Luft, sondern gegen allerlei Schädlichkeiten, wie Seewasser, Verdauungssäfte, deren sie sich zu ihrer Ausbreitung bedienen, gesichert sind (Kokosnuss auf der einen, meist dicotyle Samen auf der anderen Seite, doch auch *Taxus baccata*, *Juniperus*, einige Gräser u. a. Huth).

Für das Verhalten zur Tierwelt ist (von allerlei mechanischen Schutzmitteln, Kieselgehalt der Oberhaut, Stacheln, Dornen, Klebdrüsen etc. abgesehen) besonders ein Factor von Wichtigkeit, die Entwickelung von Giftstoffen, d. h. von Substanzen, die wohl von manchen Tieren vertragen werden mögen, im allgemeinen aber schädlich wirken auf den animalischen Organismus. Das Capitel ist dunkel genug. Wenn z. B. Coffein ein Bakteriengift ist, so weiß man nicht, ob die Pflanze es zum Schutze

*) Nach Schimper's Untersuchungen an der epiphytischen Pflanzenwelt der amerikanischen Urwälder ist die erste Bedingung, dass die Samen der Epiphyten, unter denen Gräser ganz fehlen, durch irgendwelche Einrichtung leicht in die Höhe gelangen. Die Sprosse der Bromeliaceen, *Tillandsia* werden teils durch Winde, teils durch Vögel verschleppt (zum Nestbau). Dem Wassermangel wird verschieden abgeholfen. *Polypodium incanum* z. B. schrumpft im Sonnenschein völlig ein und schwillt bei Regen wieder an. Andere haben Reservoire innerhalb der Gewebe, fleischige Wasserspeicher, andere (*Philodendron, Anthurium*) senden mehr als 30 m lange Luftwurzeln herab, oder ein dichtes Wurzelgeflecht giebt das Substrat ab, auf dem sich Humus bildet. Endlich werden die Blätter ausgenutzt, um Nährsubstrate zu bilden. Bei den Blättertrichtern der Bromelien dienen die Wurzeln nur noch als Haftorgane, ja *Tillandsia usneoides* hat gar keine Wurzeln. Eigentümliche Schuppenhaare saugen jeden Wassertropfen mit Nährsubstanzen begierig auf. — Dabei ist eine völlige Abstufung zu bemerken. Am Stamm im Dämmerlicht des Waldes giebt es wenige Epiphyten, die üppigsten auf den dicken Ästen, in den Wipfelspitzen solche von xerophilem Charakter, große Tillandsien, dickblättrige Orchideen, lederige Farne. Und diese geben auch auf die Savannenbäume über, eine immer stärkere Entfernung vom feuchten Boden. Allerdings ist hohe Luftfeuchtigkeit für solches Wachstum Bedingung, auch außer den Tropen, im antarktischen Waldgebiet, auf Neuseeland, am Südabhang des Himalaya, wo der Wald bis 5000′ hoch voller Epiphyten ist (165).

gegen deren Angriffe erworben hat. Höchst auffallend aber ist die Verteilung der Gifte im Pflanzenreich, die eine sehr allmähliche Herausbildung zeigt. Unter sämtlichen Kryptogamen werden in dem Verzeichnis der Giftpflanzen von LEUNIS-FRANK nur Pilze aufgeführt, von Nadelhölzern nur der Taxus, und zwar nicht in den Schauorganen, sondern im ganzen übrigen Körper, und *Juniperus sabina*, dagegen 22 Monocotylen (ein einziges Gras, noch dazu zweifelhaft), — man könnte hierher wohl auch den scharfen Saft vieler Alliumarten rechnen —, und ein Heer von Dicotyledonen, eine außerordentlich wichtige Thatsache (s. Cap. 28).

Verfolgen wir in ganz gedrängter Übersicht nach diesen allgemeinen Auseinandersetzungen die allmähliche Entwickelung von Pflanzenwelt und Klima, wie sie uns die Lehrbücher der Paläophytologie an die Hand geben!

Die Primärzeit hebt mit Meeresalgen an. Eine der ältesten bekannten Pflanzen überhaupt ist wohl die Kalkalge *Scopina cambrica* aus böhmischen Adinolen (POČTA). In der eophytischen Unterabteilung, die Cambrium und Silur umfasst, zeigt das Obersilur von Nordamerika und Canada spärliche Spuren von Landpflanzen, Kryptogamen von einem Mischcharakter. Psilophyton princeps hat kleine spiralig gerollte, darin bereits an die Farnwedel erinnernde Stämmchen, dicht mit kleinen, derben Blättern besetzt. Dazu stehen auf verzweigten Stielen Sporangien. Schattenliebende Sumpfpflanzen, die schon im Devon verschwinden. Die andere Unterabteilung, die paläophytische oder Steinkohlenepoche, die vom Devon bis zur Dyas reicht, zeichnet sich namentlich durch die riesige Entwickelung der Carbonpflanzen aus, Sigillarien- und Lepidodendronbäume, die schon wieder erlöschen im Perm (die mögliche Ursache, permische Eiszeit, wurde oben besprochen). Calamiten treten auf und Coniferen, jene alte Gingkoform. Um die Länder zog sich ein Gürtel niedriger, sumpfiger Uferstrecken, die durch unaufhörliche Regen in ein Mittelding zwischen Sumpf und See verwandelt wurden. Feuchte Wärme, mit einem Dunst der Atmosphäre, der die Sonnenstrahlen nur wenig durchließ. Zwei Punkte mögen dabei besonders betont werden, künftiger Wichtigkeit halber.



Fig. 3. *Psilophyton princeps* (aus LEUNIS-FRANK).

»Dass zur Carbonzeit die Zerstörung der abgestorbenen Pflanzensubstanz wie heutzutage durch Bakterien besorgt wurde, ergiebt sich mit größter Wahrscheinlichkeit aus VAN TIEGHEM's Untersuchungen, nach welchen die macerierten Pflanzenfragmente der Kiesel von Grand' Croix dieselbe Progression der Zellenwandzerstörung erkennen lassen, welche jetzt beobachtet wird. Es will VAN TIEGHEM sogar seinen *Bacillus amylobacter* in verkieseltem Zustande beobachtet haben.« (SOLMS-LAUBACH.) (24).

Die Nadelhölzer sind wohl von Anfang an, ihren jetzigen Gewohn-

heiten entsprechend, Bewohner trockener Binnengebiete, Anhöhen u. s. w. gewesen. Darauf deutet die hohe wasserhaltende Kraft der Nadeln, die mehr als 50 % des sich über sie ergießenden Regens zurückhalten (Blätter höchstens 42 %) (25). Ebenso kann man für sie, so gut wie für die Angiospermen, die Art der Befruchtung auf die Anpassung an trockneres Klima zurückführen. Denn unter den Embryophyten stehen nach ENGLER die Siphonogamen oder die Phanerogamen den zoidiogamen oder den Gefäßkryptogamen und Moosen gegenüber, d. h. an Stelle der im Flüssigen frei sich bewegenden Spermatozoiden ist das solchen Fluidums entratende Pollenkorn mit dem Pollenschlauch getreten.

Die mesophytische oder secundäre Vegetationsperiode reicht bis zum Wealden. Die Flora zeigt einen sehr gleichmäßigen und starren Habitus, Equiseten, Farne, Cycadeen und Coniferen, wohl auch einige Monocotylen. An etwas kühleren Buchten wuchsen breitblättrige Farne, Cycadeen, Taxineen, Sequoia, an trockneren Orten Farne mit kleinen, lederigen Blättern. In der Jurazeit bestand Europa aus einem Archipel, dessen Eilande sich während der Ablagerungen des Wealden mehr zusammenschlossen. Vielleicht darf man noch zwei Pflanzengruppen bereits hierher verlegen, deren Versteinerungen allerdings erst aus dem Tertiär bekannt sind, die Moose und die Flechten. Für die Moose hat es HEER (26) erschlossen aus dem Vorkommen an die Moose gebundener Käfer, der Byrrhiden (s. u. Cap. 28). Die Flechten können durch ein anderes Argument wahrscheinlich gemacht werden. Vor einigen Jahren fand ROUX in Schliffen fossiler Saurierwirbel aus der Secundärzeit feinere Kanäle, die von den Haversischen Kanälen sich abzweigten und die er auf einen Fadenpilz, *Mycelites ossifragus*, zurückführt. Wenn aber Fadenpilze existierten, so ist nicht einzusehen, warum sie sich nicht mit Algen symbiotisch vergesellschaften sollten (27).

Die neophytische oder tertiäre Vegetationsperiode reicht von der Kreide bis zur Gegenwart. In vielfachem Wechsel vollzieht sich die Änderung des Klimas, wie mir scheint, einer der allerkritischsten Punkte, bei der Annahme früherer Eiszeiten. Hat man doch ein Schwanken der Erdaxe in Rechnung gezogen, welches den Nordpol bis nach Sibirien verschiebt*). Seit der mittleren Kreide zeigen sich Dicotyledonen, in Europa tropische Formen neben mehr nordischen Magnolien und Epheu, in Grönland wächst *Populus euphratica*. Die großblättrigen Crednerien Nordamerikas deuten auf feuchtes Klima. Das Paläocän bringt uns etwa die Flora des südlichen Japan von heute. Während der Eocänzeit flutete das Meer weit über Europa herein, wie über Asien und Afrika. Das Pariser Becken hatte ein tropisch indisches Klima, Europa eine mittlere Wärme von 25° C; in den Tropen dagegen war

*) Wie will man es erklären, dass auf den Alpen von Neuguinea in 10—13000′ Höhe u. a. Arten von *Ranunculus* wachsen, die z. T. mit englischen identisch sind? Muss man nicht noch in so relativ junger Zeit, als bereits *Ranunculus* in seine Arten zerfallen war, eine Herabminderung der Temperatur in den Zwischengebieten annehmen, die jenen Species das Wachsen in der Ebene ermöglicht?

das Klima dasselbe wie heute. Das Oligocän brachte uns anfangs ein mittelafrikanisches Klima, dann wurde es wieder feuchter. Im Miocän bei zunehmendem Molassemeer noch mehr Feuchtigkeit, milde Winter und regnerische Sommer. Anfänge der Wiesen, 18—19° C. mittlere Jahreswärme wie auf Madeira, Südsicilien und Japan. Das Pliocän zeigt stärkere Verschiebungen, es wird kälter bei uns, die Palmen verschwinden, nur zum Teil herrscht noch das Klima der Canaren. Im Pleistocän steht Südeuropa der Nordhälfte, die vergletschert, viel schroffer klimatisch gegenüber, als jetzt. Nachher klingt die Eiszeit aus, und in säcularem Wechsel trocknerer und feuchterer Perioden wird allmählich der jetzige Zustand erreicht, dessen bunter Pflanzenteppich aus Wald, Wiese und Steppe, Gebirgs- und Ebenenflora sehr reich gestickt ist und darin die Spuren der wechselnden Vergangenheit deutlich aufweist. Unsere Laubwälder sind von Norden gekommen, unsere Palmen und Baumfarne sind nach dem Süden entflohen, dessen Flora durch die monocotylen Bäume ihr altertümliches Gepräge erhält, verquickt natürlich mit der höchsten Üppigkeit recenter Vegetationsformen. Aber auch betreffs der Monocotylen, der älteren Angiospermenklasse, ist festzustellen, dass sie ihre prächtigsten für die Tiere bestimmten Schauorgane mit der Entfernung vom Feuchten in jüngerer Zeit entwickelt haben, in den herrlichen Blüten epiphytischer Orchideen und Bromelien, in den Liliaceen und Amaryllideen der Prärien (den »Kapzwiebeln« der Gärtner), die wiederum in ihren unterirdisch verdickten Zwiebeln und Wurzelstöcken die großartigste Ausnutzung der Steppenfeuchtigkeit darbieten.

Wohin wir in der Pflanzenwelt blicken, immer ist der Hauptzug eine auffallende Constanz der Charaktere, die klare Coincidenz unseres natürlichen Systems mit der Phylogenie nicht nur, sondern auch der zeitlichen Folge des paläontologischen Erscheinens, Verhältnisse, die auf die Ernährung der Tiere, die jeweilig auf das Feste auswanderten, den größten Einfluss üben mussten (s. Cap. 28). Die Constanz, mit der die Pflanzenwelt die Merkmale und Bedingungen festhält, die sie zuerst erwarb und unter denen sie entstand, geht so weit, dass noch jetzt jede Neubesiedelung neuen Festlandes, der freigelegten Felswand oder des künstlichen Steines auf unseren Dächern, in derselben Reihenfolge statt hat wie ehedem, die Algen sind die Pioniere, es folgen die Flechten, die Moose, ihr Absterben liefert den Humus, der den Samen der Phanerogamen aufzunehmen bereit ist. Wer zu schematisieren liebt, könnte viele Fälle von abgekürzter Entwickelung herausrechnen, das häufige Auftreten der Dicotylen vor den Monocotylen, das Ausfallen des einen oder anderen Gliedes. Ein besonders lehrreiches Beispiel im Großen hat der Krakatoa geliefert, dessen Erschütterungen vor sieben Jahren eine ganz neue, nur aus vulkanischer Asche und Bimstein bestehende Insel im Meere auftürmten (28). Treub hat die floristische Besiedelung untersucht. Die Keime konnten nur durch Wind und Wasser herzugebracht werden. In der Uferstrecke war die Ansiedelung bald reichlich und mit Ausnahme einer javanischen Grasart dieselbe wie bei den

Koralleninseln. Anders die Bergflora, in der elf Farnspecies besonders hervortraten. Drei Jahre nach dem Ausbruch stieß Treub fast nur auf Farne. Der Aschen- und Bimsteinboden war zwar dürr, aber bei näherem Zusehen zeigte er sich überall von einer schleimigen, blaugrünen oder grünen Algenschicht überzogen. In dieser konnten die Sporen der Farne Keimfäden treiben und sich weiter entwickeln. Die Algen bereiten den Boden für die Farne, diese für die Phanerogamen, die ihrerseits wieder durch ihre Entwickelung die Farne verdrängen. Wenn durch zufällige Combination der Ursachen keine solchen Phanerogamensamen zugeführt werden, die in größerer Höhe zu leben vermögen, so wird der Gipfel für alle Zeit nur Farne und einige Lycopodien tragen, — wie jetzt noch Juan Fernandez und Ascension. Der atavistische Zug macht sich hier glänzend geltend, und es kommt nur auf die Verquickung zufälliger äußerer Umstände an, auf welcher Stufe neu besiedelter Boden verharren soll. Jedenfalls folgt die paläontologisch spätere Flora noch jetzt der älteren, nicht umgekehrt, trotzdem bekanntlich die Cultur selbst der höchsten Pflanzen ohne Humus, nur mit mineralischen Nährlösungen sehr wohl möglich ist. Selbstverständlich darf man nicht allzu schematisch rechnen, und es lassen sich Ausnahmen in Menge anführen, das Fehlen der doch so altertümlichen Equiseten im altertümlichen Australien, das Verhalten der Coniferen, welche sich, trotz dem hohen Alter, von den ursprünglichen klimatischen Bedingungen zur Zeit ihrer Entstehung so stark frei gemacht haben, dass sie in den Tropen geradezu die heißen Niederungen meiden, während sie sonst die Gebirgsabhänge oder die trockene Ebene lieben und mit am weitesten in die kalte Zone vordringen, hier vortrefflich gedeihend, wie die Lärche. Auch die Erwerbung der Jahresringe macht sie zu solcher Verbreitung geschickt. Nichtsdestoweniger hat der Nadelwald mit seiner Einförmigkeit, mit seiner kräuterarmen Spreuschicht etwas urweltliches, das nur durch die modernen Zuthaten seiner Gäste und die Trockenheit der Bodenfläche gemildert wird. Ähnlich erscheinen jetzt die Flechten, auf so niederer Stufe der floristischen Leiter sie stehen, mit Vorliebe an die trockene Steppe und die kalten Höhen, sei es der Gebirge, sei es der Hemisphären, angepasst, und die Moose sind wohl ebenso ein Erzeugnis gemäßigterer Klimate. Am meisten hat man wohl bei uns, wenn auch im Kleinen, den Eindruck der Vorwelt, dem Medium entsprechend, am Wasser, am Ufer eines Weihers oder langsam gleitenden Flusses. Alle jene Gramineen und Cyperaceen, jene Typheen und Sparganien, Acorus mit den phantastischen Blüten- und Fruchtkolben, der wunderliche Blütenstand der Aroideen, die unscheinbaren Teichlinsen, alle jene Gewächse mit der charakteristischen Dreizahl, die noch im kantigen Stengel der Rietgräser oder der sparrigen starren Alismarispe nicht nur die Blüte, sondern die ganze Pflanze beherrscht, wobei Butomus und Iris auf gleicher Grundlage schon ein neumodisch Kleid angelegt haben, alle dieses Convolut gleichförmiger schmaler Blätter, die direkt aus dem Wasser auftauchen, es ruft das Bild geologischer Vorzeit wach. Freilich drängt sich

manches Gewächs mit bunter Blüte von anderem Habitus dazwischen, die Dicotylen wandern ein, auf den feuchten Ufersaum und in's Wasser selbst, wo Nuphar und Nymphaea den poetischen Schmuck bilden.

Das bringt uns schließlich auf einen neuen Punkt, die Rückwanderungen vom Trocknen zum Feuchten. Sie sind am zahlreichsten im Süßwasser und mehr wie alles andere geeignet, den Einfluss des Mediums klar zu legen und durch den Contact die Wirkungen des Trocknen auf die Atmung, Oberhaut-, Skelet- und Wurzelbildung in das beste Licht zu setzen. Die Gefäßkryptogamen sind die niederste Gruppe der Potamophyten, die eine Abteilung in's Süßwasser entsandt haben, die Rhizocarpeen, in systematischer Hinsicht die höchste Klasse der Kryptogamen überhaupt nach der Differenzierung ihrer Sporen, fossil erst aus dem Tertiär bekannt, für Gefäßkryptogamen eine späte Entstehung. Am charakteristischsten sind wohl die Salvinien, die, nach Algenart, durch umgewandelte Blätter sich nähren an Stelle der Wurzeln. Die Gymnospermen haben keinen Vertreter zu den Potamophyten geliefert, desto mehr die Angiospermen; Schenck hat ihre Umbildung so lebhaft geschildert (29), die Preisgabe der Skeletgewebe, des Bastes und Holzes, die Rückbildung der Cuticula, das Eindringen des Chlorophylls in die Epidermis, den Verlust der Spaltöffnungen, sowie der starken Hauptwurzeln, an deren Stelle zarte Adventivwurzeln treten, die Verdünnung der Blattspreite, die entweder zu einer moosähnlich zarten Fläche führt oder das Blatt, zur Vergrößerung der Ernährungsfläche, in feine Strahlen spaltet, wie bei Hottonia, Batrachium oder der seltsamen madagassischen Ouvirandra, das lebhafte Vegetieren nach Moosart, wobei die alten Teile absterben und ein gleichförmiger Rasen gebildet wird. Es kommt hier nicht darauf an, alle die Anpassungen an das Fluten und Schwimmen zu verfolgen, es genügt, auf die Ähnlichkeit zu dem niederen Kryptogamentypus der Moose und Schachtelhalme hinzuweisen, welche durch das Leben im Wasser erzeugt wird. Wahrlich, wenn die oft eigenartig abgeänderten Blüteneinrichtungen bei einer besonders charakteristischen Form noch mehr zurückträten und der jetzt schon vorwiegenden ungeschlechtlichen Vegetation wichen, man könnte sich denken, dass ein Botaniker, dem nur die letztere vorläge, irregeführt würde betreffs der systematischen Stellung. Noch interessanter ist ein Blick auf das Meer. Nur wenige Formen der höheren Pflanzenwelt dringen hier ein und werden zu Halophyten. Selbst die Süßwasser-Algengruppe der Characeen, vom Equisetentypus, geht nur ins Brackwasser, im Meere selbst leben außer Thallophyten nur Angiospermen, bei uns die auch im Süßwasser vertretene Najas und die Seegräser oder Zosteren, die in's Tanghafte verzerrten Aroideen (7). Die Constanz der Pflanzenwelt ist so groß und im allgemeinen jede Form an die Bedingungen, unter denen sie entstanden, so fest gebunden, dass es erst den höchsten, die sich unter dem Einfluss des vielseitigen Landlebens zu größerer Freiheit herausgearbeitet haben, gestattet ist, neben den ursprünglichsten von allen, den Algen, im Meere zu vegetieren. Man könnte hier noch, als

eine Vorstufe zu den marinen Rückwanderungen, die Strandpflanzen anschließen, von denen oben einige erwähnt wurden, und die an tropischen Flachküsten mit stärkerer Wasserbewegung üppig hausenden Mangrovewälder, deren Samen bereits auf dem Baume keimen, um sich dann sogleich fest verankern zu können, oder jene Salzpflanzen, die, auf selbständigen Bahnen, sich nicht dem Meere, sondern den Salzsteppen und deren Lagunen angepasst haben. Sie scheinen für den Vergleich mit der Tierwelt nebensächlich zu sein und mögen bei Seite gelassen werden. Hingewiesen mag aber noch einmal werden als auf einen der Ecksteine auf den starken atavistischen Zug, der durch die Pflanzenwelt geht. Die Pflanzen sind, als Grundbesitzer, die wahren Conservativen.

Erstes Capitel.

Allgemeine Übersicht über die Land- und Wassertierwelt.

Dem conservativen Charakter der Pflanzen steht die freibewegliche Tierwelt schroff gegenüber. Alle Tiere sind wenigstens zeitweilig, wenn auch nur als Larven, selbständiger Locomotion fähig. Es ist höchst bemerkenswert, dass auf dem Lande kein einziges Tier existiert, das eine sedentäre Lebensweise führte, von den Ruhezuständen, in denen keine Nahrungsaufnahme statthat, Saisonschlaf, Puppen etc. abgesehen, eine Thatsache, auf die erst neuerlich Lang hingewiesen hat und auf die wir zurückkommen werden (30). Freie Beweglichkeit aber ist unter den Pflanzen nur denen mit den Tieren gemein, die auf der untersten Staffel stehen, wo sich die beiden organischen Reiche bis zum Verfließen berühren. Nachher bleibt sie nur den Schwärmsporen der Algen, die sich, auf verschiedene äußere Reize verschieden reagierend, von vorteilhaften angelockt, einen günstigen Standort aussuchen mögen, und bei den höheren Kryptogamen, ebenfalls im Dienste der Fortpflanzung, den Spermatozoen. Nachdem diese Fähigkeit freier Ortsbewegung bei den Phanerogamen verloren gegangen ist, verhindert wiederum die conservative Richtung der Pflanzenwelt, dass sie auch nur in einem Falle wiedererworben würde, so nützlich sie dem Samen für die Gewinnung neuer Standorte werden könnte. Es wird zwar reichlicher Ersatz geleistet durch die massenhaften Mittel der Samenverbreitung, direkte Aussaat wie bei der *Arachis hypogaea*, Ausstreuen durch Schnellvorrichtungen, eine Menge von Flugapparaten, Schwimmfähigkeit durch Luftkammern oder Fettüberzüge (29), endlich die Inanspruchnahme der Tiere, sei es äußerlich wie bei den Kletten, sei es innerlich durch Widerstandsfähigkeit gegen die Verdauungssäfte. Aber alle diese passive Beweg-

lichkeit kann doch für die active nur unvollkommenen Ersatz gewähren und bleibt stets bis zu höherem Grade dem Zufall überlassen, als bei den freibeweglichen Tieren; sie muss durch eine reichlichere Production von Nachkommen ausgeglichen werden. So giebt also die active Beweglichkeit den Tieren und zumal den höheren Landtieren einen ungeheuren Vorsprung vor den Pflanzen, so dass die Anregung, die vom Wechsel des Mediums und der reicheren Gliederung auf dem Lande ausgeht, zu einer ungleich lebhafteren Differenzierung und Vielseitigkeit drängt. Im übrigen allerdings treten bei der Auswanderung auf's Feste in erster Linie dieselben Forderungen heran, die Haut, die Atmungswerkzeuge und das Skelet entsprechend umzugestalten. Eine lange Reihe weiterer Contraste, die Fortpflanzung, die Färbung, den Intellekt u. a. betreffend, schließt sich an und ist besonders zu erörtern.

Was allein die Bewegung mit der veränderten Ernährung, die nicht mehr oder nur in ganz seltenen Fällen, bei Entoparasiten (Bandwurm) durch Hautendosmose, sondern durch Einfuhr geformter Bissen stattfindet, für das Tierreich ausmacht, das zeigt der flüchtigste Blick auf die ältesten Petrefakten. In den ältesten Schichten, wo von nachweisbaren und in ihren Vertretern erkennbaren Lebewesen die Rede sein kann, also im Silur und nicht in den Marmoreinschlüssen des Gneißes, sind die Pflanzen, der Meeresalgenwelt entsprechend, nur in verschwommenen Umrissen erkennbar, während bereits die sämtlichen tierischen Typen, wenn man wenigstens die vor etwa einem Jahrzehnt noch übliche Einteilung gelten lässt, vertreten sind. Freilich werden bei weitem die meisten dieser alten Tiere, wenn nicht alle, als marine Formen betrachtet, was zum Teil wohl in der Bildung der ältesten Sedimente im Meere erklärt werden kann, der Hauptsache nach aber den wahren Verhältnissen wenigstens insofern entsprechen dürfte, als in früherer Zeit der Ozean noch mehr über das Feste überwog als jetzt. Diesen Anfängen nach sollte man, da doch der große Reichtum der See an animalischem Leben feststeht, in logischer Folge auch jetzt die größte Gliederung der Tierwelt nach Gattungen und Arten im Meere zu finden erwarten. Ja noch mehr. Der Ozean bedeckt auch jetzt noch den weitaus größten Teil der Erdoberfläche, und das Areal, das den Seetieren zur Verfügung steht, erhält noch beträchtlichen Zuwachs durch das Medium. Im Wasser leben unzählige Geschöpfe in allen Tiefen, Geschöpfe, von denen die meisten zu keiner Zeit ihres Lebens den Boden, sei es in der Uferzone, sei es in der Tiefe, berühren, während auf dem Lande zwar viele Tiere sich in die Luft zu erheben vermögen, immer aber nur zeitweilig, um bald zum Boden, ihrer wahren Heimat zurückzukehren, wie ebenso wenig die durch die Luft geführten Sporen und Samen der Pflanzen in ihr zu treiben im Stande sind. Es kommt also das ganze Luftmeer nur in sehr geringem Betrage in Anrechnung, sondern eigentlich nur die Bodenfläche. Diese wiederum erhebt sich bei weitem nicht so bedeutend über den Spiegel der See, als die Ozeane unter diese Fläche einsinken, und man könnte die

gesamte Landmasse über derselben mit Bequemlichkeit in einen der großen Ozeane versenken, ohne denselben auszufüllen. Trotz allen diesen scheinbaren Nachteilen ist bekanntlich die Landfauna ungleich reicher als die marine. Allein die Insektenwelt, von der eine Anzahl im Süßwasser lebt, aber nur sehr wenige im Meere, umfasst vielleicht die Hälfte von allen Arten der Tiere.

Das schon macht natürlich das Problem für die Tierwelt viel complicierter als für die Pflanzenwelt. Es steigern sich aber die Schwierigkeiten noch ganz bedeutend durch die weiteren Folgen, welche die freie Beweglichkeit der Tiere für ihren Aufenthalt mit sich bringt. Während die Pflanzen einen stetigen Fortschritt in der Anpassung des Landlebens bekunden, ja demselben sogar fast allen Fortschritt verdanken, war es den Landtieren von Anfang an gestattet, zum mindesten zeitweilig in's Wasser zurückzugehen. Und wenn die Pflanzen der Hauptsache nach erst aus ihren zuletzt entstandenen höchsten Gruppen Vertreter in's Wasser, bez. in's Meer zurückschicken, so findet und fand in der Tierwelt eine unausgesetzte Aus- und Rückwanderung statt, ja es bleibt in nicht wenigen Fällen als höchste Steigerung sogar fraglich, ob nicht eine Anzahl von Landtieren, die wir jetzt von Wassertieren ableiten, ihre ursprünglichen Vorfahren auf dem Lande hatten, so dass jene nächstzurückliegende Generation selbst nur als Rückwanderungsprodukt aufzufassen wäre; vielleicht gehören unter diesen Gesichtspunkt mehr Formen, als man zunächst vermutet.

Ein anderer Umstand, welcher, wie die Beweglichkeit, der Tierwelt einen weit größeren Umfang der Verbreitung nach den Medien gestattet, ist, wie es scheint, die weit größere *Adaptionsfähigkeit des animalischen Protoplasmas* von Anfang an. Die größere Einschränkung bei den Pflanzen läuft wieder auf deren uniformeren Charakter überhaupt hinaus. Bei den *Pflanzen ist eine gewisse Weite* der Anpassung eigentlich nur auf der *untersten Stufe* vorhanden, so wie auf der *höchsten*.

Auf der letzteren aber, wo zwar nach der einen Richtung, bei der Wanderung vom Lande in's süße, brackische und salzige Wasser einige Freiheit wahrzunehmen ist, wird doch die Beschränkung nach der anderen Richtung, in der das Chlorophyll verloren geht, sehr deutlich. Es giebt unter ihnen nur Ectoparasiten, die wie die Neottia unter den Orchideen etwa, oder die Orobanchen, oder die noch chlorophyllhaltigen Halbschmarotzer wie Alectorolophus, mit allen Übergängen, wie etwa Viscum, sämtlich nur mit Wurzeln oder Haustorien ihren Wirt oder saprophytisch tote Pflanzenteile aussaugen, um den der Regel nach oberirdischen Stamm mit dem Blätterbesatz auch jetzt noch oberirdisch zu entwickeln.

Wir erwarten gar nichts anderes, als die *Entoparasiten* nur unter den niedersten Formen der Vegetabilien, unter den Thallophyten, anzutreffen. Hier freilich wird ein doppelter Weg eingeschlagen, entweder *unter Beibehaltung oder mit Wegfall des*

Chlorophylls. Der erstere ist nur den einzelligen Algen erlaubt und wird meist, wegen des Gegensatzes animalischer und vegetabilischer Ernährung, nicht als Parasitismus, sondern als Symbiose aufgefasst. Sie muss den Pflanzen eigentlich so leicht werden, da das Ausatmungsprodukt der Tiere, die Kohlensäure, bereits innerhalb der Gewebe ihnen das willkommenste Nahrungsmittel sein muss, wie in dem ähnlichen Verhältnis zwischen Pilz und Alge in den Flechten. Hier aber wird dem Eindringen sehr bald eine Grenze gesetzt, da die Zerlegung der Kohlensäure und die Addition von Wasser zur Bildung des ersten wahrscheinlichen Assimilationsproduktes, des Methylaldehyds, CH_2O, vom Licht abhängig ist. Das beschränkt alle jene grünen und gelben einzelligen, seltner auch höheren Algen (Zoochlorellen, Xanthellen, Struvea, Trentepohlia u. a.), in ihrer Einwanderung lediglich auf durchsichtige oder durchscheinende Tiere, die Radiolarien, Medusen, Hydra, Schwämme, manche Würmer und dergl. (31).

Anders unter Verlust des Chlorophylls. Hier, bei den Pilzen*), wird in der That etwas von der freien Regsamkeit des tierischen Protoplasmas erreicht; die Atmung wird die gleiche, sauerstoffbedürftige, das Licht wird gleichgiltig, oder vielmehr es wird gemieden, was natürlich dem Eindringen in das Innere des Tierkörpers Vorschub leistet. Wirklich zeigen wohl die Bakterien, zugleich als die kleinsten Lebensformen, die größte Adaptionsweite an die verschiedensten Lebensbedingungen; man braucht nicht in's einzelne einzugehen, keine organische Substanz ist vor ihnen sicher, und selbst die Temperaturen, die sonst wegen der Eiweißgerinnung den Lebewesen gefährlich werden, sollen längst nicht ausreichen zu ihrer Zerstörung, nach den Recepten wenigstens, die zur Zeit von Epidemien für die Desinfection der Speisen und Getränke durch Hitze gegeben werden. Bakterien mag es auch nicht schwer werden, ihr minimales Sauerstoffbedürfnis fast unter allen Umständen zu befriedigen, wie ENGELMANN's Versuche beweisen, nach denen die Bakterien als Mikroreagentien auf die geringsten Spuren von Sauerstoff benutzbar sind (32).

Von mehrzelligen pflanzlichen Entoparasiten kennen wir nur die Pilze, und auch unter ihnen wiederum nur die kleineren niederen Formen, soweit sie für Tiere, und nicht viel höhere, soviel sie für Pflanzen in Betracht kommen, die Basidiomyceten z. B. Aber selbst bei allen diesen, so weit sie wirklich verderbliche Schmarotzer sind, die wie Entomophthora (Empusa) auch Tieren gefährlich werden können (7), besteht der eindringende Teil in mehr weniger gleichmäßigen Hyphen (und einfacheren Dauersporen), während der compliciertere Fortpflanzungskörper über die Oberfläche des Wirtes heraustritt; es mag

*) Hierbei mag es noch gleichgiltig sein, ob das Chlorophyll oder ein entsprechender Pflanzenstoff als verloren anzusehen ist, oder als noch gar nicht vorhanden. Nach den neuesten Anschauungen ist wohl das letztere anzunehmen (s. Cap. 28).

sein, der Sporenverbreitung wegen, Thatsache ist, dass der eigentlich parasitische Teil sehr uniform gebaut ist. Wie ganz anders die Tierwelt!

Zunächst ist die Adaptionsamplitude, die das animalische Protoplasma zeigt gegenüber den verschiedenen Giften oder dem Wechsel von Salz- und Süßwasser, oft eine enorme, worauf wir zurückkommen müssen. Hier sei nur kurz auf die Schmarotzer hingewiesen, die wohl in der freien Natur das höchste leisten in dieser Hinsicht (33). Und zwar von den Opalinen im Darm von Süßwassertieren und Batrachiern an bis hinauf zu den Wirbeltieren, unter denen Myxine wenigstens zeitweilig ein echtes Entoparasitentum führt. Woher nimmt der Inger, wenn er sich in den Bauch oder das Fleisch eines großen Fisches tief eingebohrt hat, das Atemwasser? Woher bezieht der Bandwurm seinen Sauerstoff? Es hat ihn noch niemand im Chymus nachweisen können, von den irrespirabeln Verdauungsgasen ganz abgesehen. Sind Trichine und Finne wirklich befähigt, nach Art des zwischen den Geweben, bez. diesen und dem Blute, stattfindenden Gasaustausches ihren Luftbedarf aus den Geweben des Wirtes zu decken? Der Hauptsache nach findet sich die wunderbare Erweiterung der Atmung bei den Infusorien und Flagellaten, die wie die oben erwähnten, im Darme, oder wie *Trichomonas vaginalis* in der Scheide der Frauen leben, und bei der vielgestaltigen Gruppe der Würmer, die als Entoparasiten in den Körperhöhlen und Geweben der Wirte, oder wie die Zwergmännchen von *Bonellia*, in der Scheide ihrer Weiber leben. Man hat daran gedacht, dass diese Tiere für ihre Bewegung andere Kraftquellen, in den überreichen Nahrungsmitteln, für die Bewegung haben, als die Oxydation (s. 381. S. 350). Vielleicht liegt, um beim Thema zu bleiben, hier ein Weg vor, auf dem schließlich auch Wassertiere zu Landtieren werden können. Worauf es hier ankam, die Parasiten zeigen eine so gewaltige Anpassungsfähigkeit in einer der wichtigsten Functionen des Körpers, der Atmung, dass wir uns nicht wundern können, wenn in allen Typen und Klassen des Tierreichs beinahe die Lebensbedingungen in der allerverschiedensten Weise ausgenutzt werden, so recht im Gegensatz zur Pflanzenwelt. Freilich giebt es auch große Gruppen, vor allem die Echinodermen, deren natürliche Existenzbedingungen, um Semper's klassischen Ausdruck zu gebrauchen, in viel engerem Kreise sich bewegen (34). Auf der anderen Seite ist es sehr merkwürdig, dass jene Zwischenstufen zwischen den ein- und mehrzelligen Tieren, zwischen den Proto- und Metazoen, die sich spärlich genug gehalten haben, durchweg nur als Entoparasiten bekannt sind*). Es scheint ja, dass der Tierkörper, sobald er über die einzelne Zelle hinausgeht, sofort aus einer sehr hohen Summe von Zellen sich aufbaut, und vielleicht nicht zum mindesten deshalb, weil bereits in der Einzelzelle des Infusoriums, um die höchsten

*) Die sogenannten Mesozoen werden von den neueren Lehrbüchern sehr verschieden aufgefasst, worauf wir hier nicht weiter eingehen wollen. Vergl. darüber (35). (36). (37). (38).



Protozoen zu nennen, eine sehr hohe Arbeitsteilung im Zellplasma eingetreten ist, welche dann beim Zellzerfall durch Teilung und dem Zusammenhalt der Teilstücke zu einem Individuum sofort verschiedene Zellcomplexe für die einzelnen animalischen und vegetativen Functionen erheischt. Nur bei den Schmarotzern ist wohl andererseits die Vielseitigkeit der Bedingungen soweit herabgedrückt, dass die Möglichkeit, auch wenige Zellen zu einer Individualität zusammen zu halten, bestehen bleibt. Verwunderlich aber dürfte es sein, dass auf dieser niedersten Stufe tierischer Zelldifferenzierung bereits der Unterschied zwischen Land- und Süßwasser auf der einen und dem Meere auf der anderen Seite sich bemerklich macht (35). Die Gregarinen und zwar gerade die Polycystiden, deren Körper durch eine Scheidewand in zwei Abschnitte zerlegt wird, von denen der größere hintere den deutlichen Zellkern enthält, schmarotzen vorwiegend im Darme von Insekten, also prädestinierten Landtieren; und selbst jene verwandten Monocystiden und Coccidien, die der Scheidewand entbehren, aber durch die vielzellige Vermehrung als Sporozoen mit ihnen zusammengehalten werden, sie erweitern zwar den Kreis ihrer Wirte beträchtlich, indem sie Regenwürmer, Myriopoden, Mollusken und Säuger bewohnen, immer aber bei Land- oder höchstens Süßwasserbewohnern sich halten. Selbst die Sarcosporidien, die MIESCHER'schen und RAINEY'schen Schläuche oder Sarcocysten, die vielleicht hierher gehören, sind vorwiegend auf Süßwassercrustaceen und Insekten beschränkt. Auf der anderen Seite sind die eigentlichen Mesozoen, die Dicyemiden und Orthonectiden, rein auf das Meer angewiesen, die letzteren mit mehreren Innenzellen (*Rhopalura*) auf Amphiuma und Terebratulus, Dicyema mit einer Innenzelle auf die Kiemenanhänge der Cephalopoden. So macht sich schon auf dieser niederen Stufe der Gegensatz der Medien bemerklich, und es ist wiederum auffallend, dass sich an den Kreis der vielleicht als Rückbildungen aufzufassenden Gregarinen die Gruppe der Myxosporidien oder Fischpsorospermien anschließt, die zugleich bei See- und Süßwasserfischen vorkommen, also einen Übergang bilden würden. Die Nesselkapseln ihrer Sporen mit hervorschnellbaren Nesselfäden freilich deuten auf die Coelenteraten, resp. die Cnidarier hin, von denen aus sie entstanden sein mögen, wie denn diese den nächsten Typus über den Protozoen repräsentieren. Auch kommen ähnliche Dinge bereits bei Infusorien vor. — Doch schließt sich hier noch manches an,

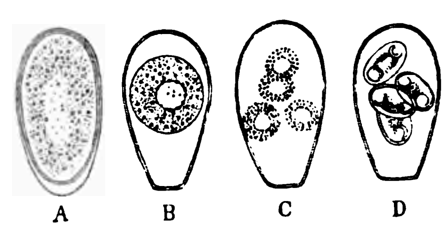


Fig. 4. *Coccidium oviforme*, *A B* eingekapselt, *CD* in Sporen- und Keimbildung. — (Nach LEUCKART).


Fig. 5. RAINEY'scher Schlauch in einer Muskelfaser. (Nach LEUCKART).

was bisher mehr aus Mangel an positiven Merkmalen zusammengeschweißt wurde, *Psorospermium Haeckeli* aus dem Flusskrebs, *Ps. Lucernariae* etc.

Mag man die Zusammengehörigkeit dieser Gruppen in Frage stellen und sie als Reductionsconvergenz von irgend welchen weiterentwickelten, jedenfalls nicht viel höher stehenden Tieren auffassen, so zeigt doch diese erste Stufe mehrzelliger Geschöpfe, diese Grenze zwischen ein- und mehrzelligen, bereits, wiewohl sie an das Nasse gebunden ist, die Trennung in See-, Süßwasser- und Landtiere oder -schmarotzer, wobei das Süßwasser den Ausgleich bildet, in das von der See her die Fischpsorospermien, vom Lande her die Batrachiereinwohner in dasselbe eindringen oder aus ihm hervorgehen.

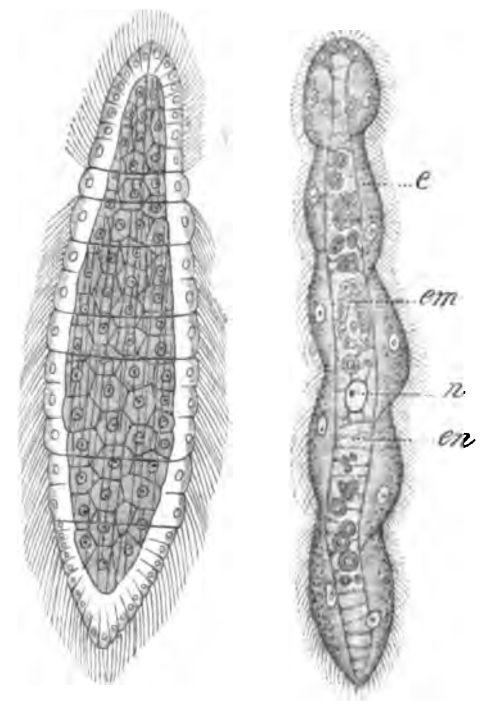


Fig. 6. Links junges *Dicyema*, rechts *Rhopalura* ♀, *e* Ectoderm, *en* Entodermzelle, mit Kern *n*, *em* Embryo. (Aus Schmidt-Lang).

Eine Übersicht über das gesamte Tierreich erlaubt selbstverständlich, sobald man sich an die großen Typenabteilungen wendet, keine derartig einfache Gliederung, nach dem, was vorhin über die Vielseitigkeit des tierischen Daseins gesagt wurde. Wenn wir die neun Typen des modernen Systems um einen verringern, indem wir die Molluscoiden, Brachiopoden und Bryozoen den Würmern zurechnen, dann sind es zwei, deren Daseinskreis so gut wie ganz auf ein Medium beschränkt ist, und dieses ist das Meer, die Typen sind die schon erwähnten Echinodermen und die Tunicaten*). Beide

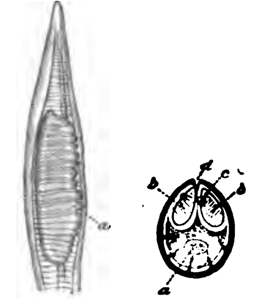


Fig. 7. Links Myxosporidie *a* im Kiemenblättchen eines Cypriniden, rechts ihre Spore. *a* Kern, *b* Polkörper (Nesselkapsel), *c* glänzendes Körperchen, *d* Oeffnung. (Aus Leunis-Ludwig).

*) Für unsere Zwecke ist es wohl vorteilhafter, bei der Claus'schen Einteilung zu bleiben, da die Hauptunterschiede, welche die moderne morphologische Betrachtung ergiebt, auf die Einteilung der Wassertiere fallen. So zerlegt Hatschek (37), der im Ganzen sechs Typen der Metazoen anerkennt, die Coelenteraten allein in drei, *Spongiaria*, *Cnidaria* und *Ctenophora*. Den vierten Typus bilden die *Zygoneura*, mit

sind in ihrer Begrenzung ebensogut dadurch gekennzeichnet, dass sie keinen Schmarotzer geliefert haben.

Von den übrigen sind die Coelenteraten wenigstens annähernd auf's Meer beschränkt, dringen aber doch auch in das Süßwasser und in ruhendem Zustand wenigstens auf das Land vor, während die Protozoen naturgemäß fast ganz auf das Wasser, salziges wie süßes, angewiesen erscheinen, da das Protoplasma der einen Zelle die für die Überwindung der Gegensätze des Landes nötigen schroffen Differenzierungen schwerlich zu leisten vermag; gleichwohl beteiligen sie sich nicht nur im ruhenden, sondern selbst im beweglichen Zustande am Landleben. Die Würmer, Gliedertiere, Mollusken und Vertebraten sind in allen Sätteln gerecht, doch so, dass die Würmer und Mollusken ihre größere Entwickelung im Wasser, die Glieder- und Wirbeltiere die meisten Arten auf dem Lande haben. Demnach geht alles so durcheinander, dass man zu keinem durchgreifenden Resultate kommt.

Vorteilhafter ist es zum mindesten, nicht die Typen, sondern die Klassen zusammenzustellen und als Hydatozoen diejenigen zu bezeichnen, die in der Gegenwart zweifellos ihre Entstehung im Wasser nehmen, im salzigen wie süßen, als Geozoa aber die, welche vom Lande sich ableiten; wie gesagt, in der Gegenwart ohne Rücksicht auf die etwaige geologische Herkunft. Auch das soll dabei gleichgiltig sein, ob sie zeitlebens in ihrem Medium verharren. Dann erhalten wir

A. Hydatozoa.

Protozoen mit den Klassen der Rhizopoden und Infusorien, denen sich die Gregarinen anschließen,

die Mesozoen, d. h. Dicyemiden und Orthonectiden,

die Spongien,

die als Cnidarien zusammengefassten Anthozoen, Polypomedusen (oder nach anderer Einteilung die Hydrozoen und Scyphozoen) und die Ctenophoren,

sämtliche Klassen der Echinodermen,

jene Reihe von Tierklassen, die man nach ihrer charakteristischen auf das Wasser angewiesenen Urlarvenform als Trochophoriden zusammenfassen könnte, d. h. die Mollusken mit den Klassen der Placophoren, Lamellibranchiaten, Scaphopoden, Gastropoden (mit Hetero- und Pteropoden) und die Cephalopoden, die Rotatorien, Gephyreen, Bryozoen und Anneliden,

---

zwei Untertypen, Autoscoleciden (Plattwürmer, Rädertiere, Endoprocten, Nematoden und Acanthocephalen, nebst den Nemertinen) und Aposcoleciden, d. h. Articulaten (Anneliden nebst Chaetognathen und Sipunculoiden, Onychophoren und Arthropoden), Tentaculaten oder Molluscoiden (Phoronida, Bryozon ectoprocta und Brachiopoda), und Mollusken. Der fünfte Typus sind die Echinodermen und Enteropneusten, der sechste endlich die Chordonier. Wir werden gelegentlich diese Einteilung wieder berühren.



die Brachiopoden,
die Plathelminthen,
die Nemathelminthen und Acanthocephalen (?),
die Chaetognathen,
die Gastrotrichen,
die Crustaceen,
die Poecilopoden oder Molukken-Krebse,
die Myzostomiden,
die Tardigraden (?),
die Pycnogoniden (?),
sodann die an die Wirbeltiere heranreichenden
Enteropneusta (*Balanoglossus*),
die Urochorden oder Tunicaten,
unter den Wirbeltieren selbst
die Cephalochorden (*Amphioxus*) und die Ichthyopsiden (Fische und Amphibien).

B. Geozoa s. Aerozoa.

Die Tracheaten mit den Klassen der Arachniden, Onychophoren, Myriopoden und Hexapoden, so wie
die Amnioten unter den Wirbeltieren, die Sauropsiden (Reptilien und Vögel) und die Säuger.

Freilich fällt die Anzahl der Hydatozoenklassen ungleich stattlicher aus, als die der Geozoen, über deren Landentstehung unter dem Einflusse der freien, nicht im Wasser gelösten Luft kein Zweifel bestehen kann. Anders bei den Hydatozoen. Unter ihnen figurieren einmal eine Anzahl sehr kleiner Klassen, deren nähere Verwandtschaft schwer auszumachen, vermutlich deshalb, weil alle ihre näheren Verwandten, ohne versteinerungsfähig gewesen zu sein, längst ausgestorben sind. Solche letzte Sprossen einst blühender Geschlechter sind wohl zunächst die Enteropneusten, nur durch *Balanoglossus* vertreten, jenes Mixtum compositum, das an die Wirbeltiere, Würmer und Echinodermen erinnert, in dem Kopflappen das alte Larvenmerkmal der präoralen Lappen sehr vieler Larven bewahrend, rein marin. Ähnlich vereinzelt, doch völlig unvermittelt, stehen die Chaetognathen da, mit den zwei mehr pelagisch oder litoral lebenden Gattungen *Sagitta* und *Spadella*. Wiederum ihnen ähnlich, aber im Süßwasser, die kleine Gruppe der Gastrotrichen, festsitzend die Myzostomiden als Schmarotzer der Crinoideen. Unter einen anderen Gesichtspunkt fallen die Tardigraden des süßen und die Pycnogoniden des salzigen Wassers, da sie zwar echte Wassertiere sind, aber doch von vielen Zoologen bereits an die Tracheaten, bezüglich die Arachnoiden angeschlossen werden. Von den Nemathelminthen und Acanthocephalen wird zunächst sich nichts ausmachen lassen, da die ersteren vorwiegend Schmarotzer sind und beinahe allen Bedingungen gerecht, die Acanthocephalen aber, ohne dass ihre Verwandtschaft aufgeklärt

wäre, zwar vorwiegend in Süßwasser- und Landtieren, aber doch auch in Seefischen (Gadiden u. a.) parasitieren. Die Mollusken verdienen eine besondere Erwähnung, insofern als viele von ihnen, wenn wir ihre Klassen überhaupt noch so eng zusammenlassen wollen, längst die Larvenform der Trochosphaera eingebüßt haben, wie die meroblastischen Cephalopoden und zum mindesten alle Landschnecken. Die letzteren machen die Einreihung unter die Hydatozoen so wie so etwas fraglich. Durch alle diese Beziehungen schrumpft die Reihe der Hydatozoen schon bedenklich zusammen, und vielleicht thut sie es noch mehr, wenn noch andere Gruppen auf ihre ursprüngliche Herkunft genauer untersucht werden, wie die Poecilopoden und Crustaceen, die man bekanntlich ebenso oft zusammenfasst, indem man die Poecilopoden als Molukkenkrebse dem großen Stamm der Kruster schlechthin einfügt.

Vielleicht kommt man schon etwas weiter durch eine Gliederung der Hydatozoa in solche des Meeres, Halozoa, und solche des Süßwassers, Potamozoa, je nach ihrer Herkunft oder doch vorwiegenden Verbreitung.

Zu den Halozoen gehören dann bestimmt
von den Protozoen die Thalamophoren und Radiolarien,
die Mesozoen,
die Spongien, Cnidarien und Ctenophoren,
die Echinodermen,
die Mollusken,
die Brachiopoden und Bryozoen,
die Gephyreen und Anneliden,
die Chaetognathen,
die Enteropneusten,
die Urochorden und Cephalochorden;
im obigen Sinne fraglich: die Pycnogoniden, Poecilopoden und Crustaceen, letztere höchstens zum größeren Teile.

Zu den Potamozoen wären zu rechnen
die Amphibien,
die Gastrotrichen,
die Branchiopoden von den Krustern.

Zweifelhaft bleiben die Fische, selbst auch die Tardigraden, die Rotatorien, ja die Infusorien. Aber auch betreffs der Anneliden kann man schwankend werden, sobald man die Oligochaeten und Polychaeten in's Auge fasst. Kurz, selbst eine derartig in die größeren Gruppen eindringende Methode führt nicht zum Ziel. Die Vielseitigkeit der tierischen Existenz ist so groß, dass man nur von einem Eingehen in's Einzelnste Klärung erhoffen darf.

Zweites Capitel.

Wege der Auswanderung vom Wasser aufs Land.

Nehmen wir zunächst an, der Ozean wäre der Vater aller Lebewesen! Wie ist die Auswanderung erfolgt? Eine Scene, wie sie auf den wärmeren Meeren vorkommen mag, könnte zunächst einer Phantasie Raum geben. Eine Herde fliegender Fische schwirrt, von Goldmakrelen verfolgt, aus dem Wasser auf nach allen Seiten. Sie legen an hundert Meter durch die Luft zurück. Aber auch der gierige Verfolger erhebt sich mit kräftigem Schwunge in die Luft, allerdings um sofort wieder zurückzufallen. Eine Möwe benutzt die Gelegenheit und fängt einen der Flederfische. Aber wie sie mit ihrer Beute sich wegbegiebt, stößt eine Raubmöwe, die freilich etwas weit südwärts verschlagen sein müsste, auf sie und beunruhigt sie energisch, bis sie den Fisch ausspeit und fallen lässt, den nun jene in äußerst geschickter Wendung während des Falles erschnappt. Hier haben wir beinahe die ganze Entwicklungsreihe der Wirbeltierflugorgane in der Folge *Coryphaena*, *Exocoetus*, *Larus*, *Lestris*. Die Dorade hat ganz kleine Brustflossen, die sicherlich zu der Luftbewegung nicht in der geringsten Beziehung stehen*), der gewaltige, bis 10 m weite Luftsprung erfolgt nur durch die Seitenrumpfmuskulatur und den durch dieselbe bewirkten Schlag des Schwanzes. Anders der *Exocoetus*. In der Jugend ebenfalls mit Brustflossen von geringerer Ausdehnung begabt, werden seine geselligen Scharen durch die Makrelen, die unter sie fahren wie Wölfe unter die Schafherde, zur Flucht getrieben, sie suchen die sicherste Rettung durch Sprünge aus dem Wasser heraus, gleichfalls durch den Musculus lateralis. Aber sie lernen die Brustflossen gebrauchen, zunächst wohl sie ausbreitend als Balancierstangen. Die Übung wirkt günstig auf ihr Wachstum ein, sie vergrößern sich zu starren dünnhäutigen Membranen, vorn durch einen starken Strahl gehalten, durch schwächere Strahlen gestützt, einem vergrößerten Libellenflügel vergleichbar. Jetzt sind sie geschickt, durch Druck auf die Luft den Sprung wesentlich auszudehnen, wie eine Karte, die ein Taschenspieler unter geschicktem Winkel durch die Luft wirft. Sie halten die Flossen unter sehr spitzem Winkel gegen die Horizontalebene, bez. die Fläche der Luftströmung, oder vielmehr der Gegendruck der Luft selbst bewirkt diese Haltung. Der Schwerpunkt des Körpers, der etwa um $^1/_7$ der Körperlänge hinter dem Ansatz der Brustmuskeln liegt, zieht das Hinterteil nach unten, der Hinterrand der Brustflosse steht tiefer als der Vorderrand. Beide

*) Die schmalen Bauchflossen können in einer Grube des Bauches geborgen werden. Hängt das mit dem Sprung aus dem Wasser zusammen, um jeden hindernden Vorsprung zu beseitigen?



Momente wirken zusammen, um gegen die Luft einen ganz kleinen Winkel zu erzeugen, wobei der Körper die horizontale Lage annimmt. Kommen die Flossen zufällig parallel zur Ebene des Windes, dann schlackern sie wie ein Segel unter gleichen Umständen. Gegen den Wind wird der Sprung länger, als mit ihm. Wie der Wind über die Wellen auf- und absteigt, so der Flugfisch. Gelegentlich nur taucht dabei seine Schwanzspitze in den Wogenkamm, und nur dieser Augenblick erlaubt einen willkürlichen Richtungswechsel der Flugbahn, da jetzt der Schwanz im Wasser Widerstand findet zur Steuerung (39). Die Frage, ob die Flossen zu aktivem Flügelschlag gebraucht werden, wurde von Möbius energisch verneint. Seitz zeigt neuerdings (137), dass doch, der Libelle ähnlich, namentlich zu Anfang, auch bei Ablenkungen, eine schwirrende Bewegung der Brustflossen statt hat. Ganz anders die Möwe. Der Schwanz ist ein sehr brauchbares Steuer geworden, dessen leichte Fläche in der Luft selbst völlig wirkt; die Flügel zu schildern ist überflüssig. Beide Organe des Fluges erreichen das Maximum ihrer Vollendung bei der Schmarotzermöwe, die selbst einem so eleganten Flieger, wie *Larus*, noch weit überlegen sein muss. Wie aber beim Vogel von der Lunge Luftsäcke ausgehen, die, mag der statische Grund sein welcher er wolle, den Körper zu einem Gasball aufblasen, so ist auch beim Schwalbenfisch die Schwimmblase gewaltig erweitert, bis auf die Hälfte des Körpervolums.

Es versteht sich von selbst, dass die Flossenveränderungen des *Exocoetus*, die sich beim Individuum abspielen, nicht erst individuell erworben werden, sondern ererbt sind. Es wiederholt sich in der Einzelentwickelung der Prozess langer Umbildung; und schon ist es so weit gediehen, dass die Makrelen und andere Verfolger überflüssig geworden sind. Ja Humboldt meint, dass Flughähne die größere Hälfte des Lebens außerhalb des Wassers verbringen. Die Fische schießen freiwillig nicht selten aus ihrem Elemente heraus, wie es scheint, aus Wohlbehagen, ähnlich den Luftsprüngen der Karpfen u. a.*) Ja selbst unter den Tintenfischen haben dem nordatlantischen *Ommatostrephes* seine Luftsprünge den Namen »Flying squid« eingetragen. Der Gedanke läge wohl nahe, dass der Flugfisch allmählich seine Flugkraft steigert; sie brauchte wenig mehr als doppelt zu betragen, um die der Fledermäuse zu erreichen. Denn das Gewicht der Flugmuskeln beträgt beim *Exocoetus* im Mittel $^1/_{32}$, bei den Fledermäusen $^1/_{15}$, bei den Vögeln $^1/_6$ vom Gesamtgewicht des Körpers (39). So wären die Stufen angezeigt, wie des Vogels Flugkraft erzeugt wurde. Die übrigen Organe müssten folgen. Diese freilich können es nicht, zunächst wehren sich die Atemorgane. Der Mund der Flugfische wird durch Falten- und Klappenbildungen wasser- und luftdicht verschlossen. »Mundklappen kommen bei vielen Fischen vor«, sagt Möbius, dem wir hier gefolgt sind, »aber ich habe

*) Unsere Laube, *Alburnus lucidus*, schnellt sich bei Verfolgung eine ganze Strecke außerhalb des Wassers fort, wobei so manche von Möven erwischt werden.



sie bei keinem der vielen anderen Teleostier, die ich hierauf untersuchte, für den wasserdichten Verschluss des Mundes so auffallend geeignet gefunden, wie bei den Exocöten. Bei *Dactylopterus* sind sie, wie bei den meisten Knochenfischen, nur schmale Hautfalten; aber bei diesem Flugfische hat das Maul andere Eigenschaften, welche einen wasserdichten Verschluss während des Fluges begünstigen. Es ist hinter dem festen Bogen der Oberkiefer tief eingesenkt, die Zwischenkiefer sind locker und zurückziehbar eingefügt und samt den Unterkiefern mit einer dicken weichen Haut überzogen. Die Kiemendeckel der Dactylopteren sind ebenfalls mit einem dicht anschließenden Hautsaum umgeben.«

Schon dieser vorsichtige Abschluss der Atemorgane zeigt die Unmöglichkeit, einen Flugfisch zum Lufttier umzugestalten. Der Weg, auf dem aus einem Wasserwirbeltier ein Flugtier wurde, ist unendlich viel länger und verwickelter*), er führt über das Land, und der erste Schritt, den die Tierwelt auf's Trockne macht, war kein aktiver; vielmehr schützte sie sich durch Encystierung, d. h. die Bildung des ersten Hautskeletes, gegen das neue Medium und überließ sich im passiven Ruhezustand dessen Einwirkungen, ein Weg, der jetzt noch gerade so von sehr vielen Geschöpfen betreten wird, sei es dass sie als Protozoen in toto sich abschließen, sei es dass sie als vorgeschrittene ihren Fortpflanzungsprodukten die Hülle mitgeben. Doch können sie ebenso gut selbst derartig geschützte Ruhezustände eingehen. In diesen Fällen kommt es nicht in Betracht, ob die Auswanderung vom Meere oder vom Süßwasser aus erfolgt.

Die aktive Auswanderung kann entweder vom Meere selbst ausgehen in der Strandlinie, — oder sie erfolgt durch die Vermittelung des süßen Wassers. Von diesem wiederum können die Tiere, ähnlich wie vom Meeresstrand, sich unmittelbar dem Landleben anpassen, oder sie folgen den Spuren des Süßwassers bis dorthin, wo es meist nur temporär, oft ephemer, außer dem Zusammenhang mit der allgemeinen Circulation des Flüssigen sich hält, zwischen das Moos, in die Pfützen, die nur durch Austrocknung, nicht durch Abfluss entwässert werden, in die Wasserbehälter der Epiphyten. Denkbar auch bleibt es, dass Parasitismus zum Vehikel wird, ein Tier auf das Land zu befördern und es dort, befreit, zu neuer Lebensweise zu veranlassen. Selbstverständlich ist es, dass die verschiedenen Wege sich vielfach kreuzen und durch einander laufen, daher sie nicht mit Bestimmtheit auseinanderzuhalten sind. Immerhin wollen wir jetzt versuchen, ihnen nach den verschiedenen Richtungen zu folgen.

*) Gleichwohl hat man auch diesen Hergang der Flügelbildung angenommen, bei den Insekten, allerdings mit der Erleichterung der Atmung. (s. Cap. 25.)

Drittes Capitel.

Latente Auswanderung.

In passiven Ruhezuständen, welche das Austrocknen und den Transport durch die Luft zu ertragen vermögen, berühren sich auf der untersten Stufe der organischen Leiter Pflanzen und Tiere besonders innig, natürlich, weil in diesen Zuständen die Unterschiede der Thätigkeit, Atmung und Assimilation, zum mindesten die erstere, zeitweilig suspendiert werden. Einzellige Wesen, eingekapselt und gewissermaßen zur Dauerspore verwandelt, müssen einander sehr ähnlich werden, und sind meist nur durch die Form ihrer Hülle zu unterscheiden. So finden wir denn, — und das ist merkwürdig genug —, derartige Cysten und Sporen bei vielleicht den meisten Organismen, die auf der Stufe der Einzelligkeit verharren und denen man die Namen der Protozoen und der Proto- oder Schizophyten gegeben hat.

Bei Protozoen wird die Encystierung häufig als ein Schutz gegen allerlei Fährlichkeit, veränderte Flüssigkeiten u. dergl., oder als in Beziehung zur Fortpflanzung stehend aufgefasst. Dass alle in Frage kommen, ist sicher. Aber welches das primum agens, ist kaum experimentell, höchstens durch allgemeine Schlussfolgerungen auszumachen. Am klarsten tritt vielleicht die Wechselwirkung zwischen Feuchtigkeit und Trocknis bei den Myxomyceten oder Mycetozoen hervor, deren Plasmodien nicht nur von der Feuchtigkeit der Luft abhängen, sondern in ihren Bewegungen geradezu von der Flüssigkeit, wie einem endosmotischen Wasserstrom in dem Papier, auf dem sie sich befinden, geleitet werden. Unter dem Einfluss der Trocknis gehen sie zur Bildung der Sporangien über. Das Protoplasma bildet eine erhärtete Rinde, mit oder ohne die stützenden inneren Fäden des Capillitiums, gleichfalls nur erhärteten Teilen des allgemeinen Plasmakörpers; die Sporen selbst sind wiederum von einer erhärteten Kapsel eingeschlossene Plasmamassen. Mögen, im Falle der Capillitiumbildung, sich die verschiedenen Amöben erst wieder zu Erzeugung einer schützenden Peridie vereinigen, mögen sie, in den niederen Fällen, noch mehr ihre Individualität wahren und dann einzeln zu Sporen werden, in jedem Falle ist der Einfluss der Feuchtigkeit und Trocknis, wenn man von der ächt parasitischen Plasmodiophora in der Kohlhernie absieht, auf den Wechsel zwischen beweglichen Schwärmlingen und ruhenden Sporen ersichtlich (7).

Freilich, wird man einwerfen, die Myxomyceten sind, wenn man die Protomyxen Haeckel's und Gruber's bei Seite lässt, keine Wassertiere oder, wenn man über ihre Natur schwankt, keine Wassergeschöpfe und deshalb für die Beurteilung ursprünglicher Zustände nicht maßgebend. Umgekehrt, gerade das macht sie nach allen Seiten hin wertvoll. Auf den

Bathybius brauchen wir uns wohl nicht mehr einzulassen. Haeckel's Cytoden oder kernlose Urgeschöpfe verlieren durch die modernen Reagentien und Mikroskope, welche auch bei schwacher Abgrenzung dem Kern immer sicherer zu Leibe gehen, besonders nach Gruber's Untersuchungen mehr und mehr den realen Boden. Auch damit wird die Vorstellung über die ersten Anfänge nicht einfach rechnen dürfen, dass sie Phyto- und Zooplasma trennt mit oder ohne die Fähigkeit der Assimilation, sondern das Plasma scheint bei beiden dasselbe zu sein, da die Atmung bei Tieren und Pflanzen dieselbe ist und auch die letzteren, vom Lichte ganz unabhängig, regelmäßig Sauerstoff gebrauchen. Aber die Assimilation, der Aufbau des Organischen aus dem Unorganischen, ist an das Chlorophyll oder irgend einen verwandten Körper geknüpft. Allerdings eine hohe Complication der Urzeugung, die nicht mit der einfachen Eiweißbildung, wie man früher annahm, als gelöst angesehen werden darf, so wenig eine solche Aussicht auch das Bedürfnis nach Einsicht, wenn auch nur hypothetischer, befriedigen mag. Nach dieser Überlegung hat es vielleicht überhaupt keinen Wert, gerade die Myxomyceten mit den Amöben zusammen als einfachste Formen des Lebens, als Protisten, zusammenzufassen, da man wahrscheinlich der grünen einzelligen Pflanzen als Urwesen nicht entbehren kann. Man müsste den organischen Stammbaum nicht mit den Protisten beginnen, sondern mit grünen Pflanzen, aus denen erst, allerdings auf sehr früher Stufe, ein chlorophyllloser Seitenzweig der Protisten hervorsprosst, aus dem nach der einen Richtung die niedersten Pilze, nach der anderen die Tiere hervortreiben. Aber diese frühe tierische Wurzel ist, wenn man eine solche Ableitung gelten lässt, am besten in den Myxomyceten repräsentiert, die noch dazu durch ihre reichliche Coloniebildung und Verschmelzung oft ein bequemes makroskopisches Versuchsobjekt abgeben. Und dass bei ihnen die Sporenbildung unter dem Einflusse der Trocknis statt hat, halte ich für ein besonders wichtiges Argument dafür, dass die Encystierung überhaupt vorwiegend auf diesen Einfluss zurückzuführen ist, wie nebenbei das reichlichste Gedeihen des reinen Protoplasmas eben bei den Myxomyceten vielleicht direkt auf den Ursprung des tierischen Lebens nicht im Wasser, sondern auf dem feuchten Lande hinweist, sie sind der wahre Bathybius.

Wir dürfen hier allerdings eine Hypothese nicht übergehen, welche nicht mit dem bestehenden Haushalte der Organismenwelt, sondern mit einem noch früheren Zustande rechnet. Danach musste es eine Zeit geben, in welcher auf rein chemischem Wege, ohne Zuthun von Lebewesen, also entgegengesetzt den jetzt allein zu beobachtenden Thatsachen, Eiweiß erzeugt wurde, unter irgend welchen in der Entwickelung des Erdkörpers liegenden, bisher nicht aufgeklärten Bedingungen und vielleicht in immer neuen reichlichen Massen. Auf dieser Grundlage konnten sich als einfachste Geschöpfe, die wir kennen, die Bakterien erzeugen, die von jener Nahrungsquelle lebten. Diese Annahme entspricht den modernen Anschauungen insofern am besten, als die Bakterien allein oder fast allein aus Kernsubstanz zu bestehen

scheinen und der Kern der wesentliche Träger aller Organisation ist (40). Aus solchen Urwesen entstanden dann höhere Formen, indem der Kern einen protoplasmatischen Zellleib um sich erwarb, der nach Art des pflanzlichen Plasmas mineralische Stoffe assimilieren lernte. Allmählich traten diese Stoffe an Stelle der mit veränderten kosmischen oder tellurischen Bedingungen sich erschöpfenden und erlöschenden Plasmabildung, und die Bakterien lebten weiter auf Kosten des neuen Haushaltes. Die Thatsache, dass Bakterien auch mineralische Stoffe zu bedürfen und zu assimilieren scheinen, würde eine derartige Annahme nur unterstützen*). Dem sei, wie ihm wolle; jedenfalls verlegt auch diese Hypothese den Schwerpunkt der ursprünglichen Schöpfung von Organismen nicht in's Wasser, sondern auf das feuchte Land, wo die Bakterien dominieren. Und diese Kerne besitzen in hohem Maße und jedenfalls in vielen Arten die Fähigkeit der Verbreitung durch die Luft.

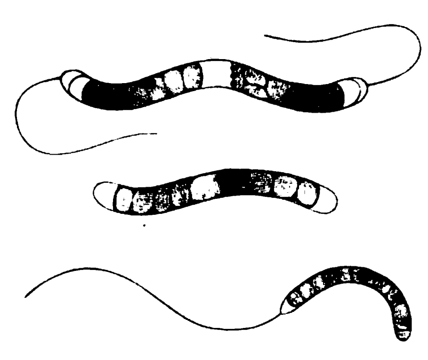


Fig. 8. Bakterien nach Bütschli.

Nach gewöhnlicher Ansicht soll der Mangel der Encystierung den Unterschied zwischen Amöben und Myxomyceten ausmachen, ein rein biologisches Merkmal, wie denn die Botanik auch die Einzelindividuen der Schleimpilze mit Recht als Amöben bezeichnet. Und damit haben wir unzweifelhaft Tiere, die Rhizopoden vor uns. Die Vermehrung geschieht durch Teilung oder Knospung; wenn eine Schale vorhanden aus Fremd- oder Eigenkörpern, wird die neue vor der Teilung innerhalb oder nachher außerhalb gebildet. Encystierungen sind häufig, sei es weil das Tier, wie Ludwig sagt, »aus irgend einem unbekannten Grunde in ein Ruhestadium eintritt oder sich gegen Austrocknung oder Verderb des Wassers schützen will« (35). Bisweilen leitet die Encystierung zugleich die Fortpflanzung ein. Interessant ist die doppelte Hüllenbildung, die unvollkommen geschlossene Schale der Foraminiferen, die, aus eigener Chitin- oder Kalkabscheidung erzeugt, oder aus Sandkörnchen und Diatomeenschalen zusammengekittet, offenbar Schutz gegen mechanische Verletzungen gewährt, und die andere, die Cyste, die, gelegent-

*) Die Bedeutung der Bakterien rückt in ein noch ganz anderes Licht, wenn wir hören, dass es unter ihnen Formen giebt, die, ungefärbt im Boden lebend, dennoch Stickstoff in organische Substanz überzuführen vermögen, dabei Ammoniak und Nitrate geradezu verabscheuend. Auf der einen Seite erscheinen solche durchaus geeignet, die unterste Stufe der Schöpfung darzustellen als wahre Protisten, auf der anderen wird sogar eine Hypothese, welche die Ernährung der ersten farbstofflosen Lebewesen an vorhergegangene organische Substanz knüpft, überflüssig. Sie hat nur noch den Wert des stofflichen Substrates, aus dem, durch Urzeugung, die ersten Kerne sich bilden, die sogleich anorganische Nahrung zu assimilieren vermögen.

lich selbst die Schale umschließend, meist von ihr umschlossen, völligen Abschluss gewährt. Die *Euglypha* (41 u. 42) liefert ein treffliches Beispiel. Die Täfelchen der Schale bestehen aus Abscheidungen des Protoplasmas, von denen eine Anzahl um den Kern in Reserve bereit liegen. Bei Encystierung bilden diese eine zweite Schale um die Cyste, während die erste durch ein Diaphragma abgeschlossen wird.

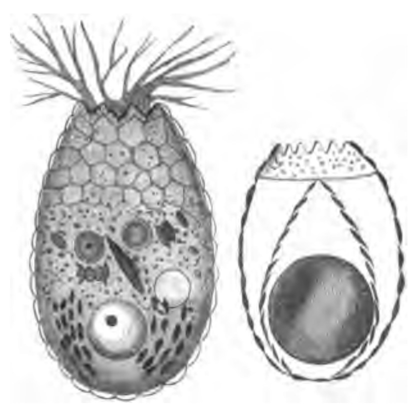


Fig. 9. *Euglypha*. Links kriechend, rechts in doppelter Cyste (nach Gruber).

Bei den strahlig gebauten Sarcodinen interessieren die der Centralkapsel entbehrenden Heliozoen vorwiegend des Süßwassers dadurch, dass die Fortpflanzung häufig mit einer Encystierung beginnt und mit der Teilung endigt, besonders aber dadurch, dass gegen den allgemeinen Charakter der Vermehrung durch Schwärmlinge an Stelle der Sporen dort auch Sporen vorkommen. *Actinophrys* vermehrt sich entweder durch einfache Zweiteilung oder auch durch Teilung im encystierten Zustand mit Bildung doppelt umhüllter Sporen. Bei *Echinosphaerium Eichhornii* liegen die kieselschaligen Sporen in gallertiger Cyste. Die rein marinen Radiolarien mit ihrer reichen Skeletbildung, der Centralkapsel und den mehrfachen Gitterschalen und den vielen Radialstacheln, haben im Gegensatz zu dem starken mechanisch schützenden Skelet nur Schwärmlinge; fraglich erscheint es, ob etwa die Einziehung des Plasmas in die Centralkapsel zum Zwecke der Schwärmerbildung noch eine Erinnerung an die Encystierung der Süßwasserformen darstellt.

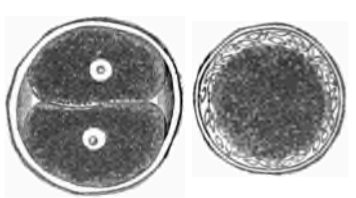


Fig. 10. Encystierte Gregarinen. Links zwei conjugierte Individuen, rechts verschmolzene Individuen mit Pseudonavicellen.

Für die Sporozoen, die oben schon erwähnten Gregarinen, Myxosporidien oder Fischpsorospermien und Sarcosporidien, von denen bei weitem die meisten in Land- oder Süßwassertieren zu schmarotzen scheinen, ist die direkte Abhängigkeit zwischen Fortpflanzung und Encystierung bemerkenswert. Conjugation und Vermehrung verbinden sich mit Encystierung*), und das Produkt ist die Bildung zahlreicher, sehr verschieden gestalteter Sporen oder Pseudonavicellen, die wiederum mit einer festen Membran, einer Cyste, umgeben sind, die sich abermals in kernhaltige

*) Besonders compliciert scheint nach Wierzejski die Cyste von *Psorospermium Haeckelii* im Flusskrebs. Sie besteht aus drei Schichten, von denen die innere und äußere hyalin sind, die mittlere aber unregelmäßig stark verdickt ist und, da sie sich mit Jod und Schwefelsäure stark blau färbt, nichts anderes sein kann, als Cellulose.

Teilstücke zerlegen mögen, wiederum mit ihrer Cyste, Einrichtungen, die ganz offenbar für die Aussaat und die weiteren Schicksale der Jungen von höchster, wenn auch oft noch nicht aufgeklärter Bedeutung sind (s. 327).

Wie bei den Sarcodinen, berühren sich Tier- und Pflanzenreich innigst in den Flagellaten oder Mastigophoren. Sie haben so viele Züge mit den Pflanzen gemein, viele, wie die Peridinien, tragen Cellulose-Hüllen, andere enthalten Chlorophyll und Stärke, dass man sie ebensogut ganz hier bei Seite lassen kann. Immerhin kann bemerkt werden, dass Encystierungen genug vorkommen, teils mit, teils ohne Beziehung zur Fortpflanzung*). Diese kann auf Längs- und Querteilung der freibeweglichen Formen, auf Schwärmerbildung beruhen, sie kann aber ebenso oft unter vorhergegangener Copulation, im encystierten Zustand sich vollziehen. Ob der Mangel von Encystierungen bei marinen Formen mehr auf der Ungunst der Beobachtungen oder auf wirklichem Fehlen beruht, muss wohl dahin gestellt bleiben. Immerhin ist die häufigere Beobachtung bei den Süßwasserformen bemerkenswert.

Ganz vorzüglich auf das Süßwasser angewiesen erscheinen die Infusorien, wenn auch zahlreiche Meeresbewohner nicht fehlen. Bei ihnen ist die Encystierung eine besonders altbekannte Erscheinung, mag sie Vorspiel der ungeschlechtlichen Vermehrung oder davon ganz unabhängig sein. Bei ihnen, wenn man von den wenigen Schmarotzern absieht, erklärt sich die weite Verbreitung der meist kosmopolitischen Arten, ihr Auftreten in den Infusionen, in jeder Nährsubstanz, die wir der Luft aussetzen, eben durch die Encystierung.

Wenn man aber die ganze Reihe der Protisten und Protozoen und die charakteristischen Daten überblickt, so will es fast scheinen, als ob die Encystierung, die gegen allerlei Fährlichkeiten verdorbenen Wassers schützen mag und die zur Fortpflanzung eine sehr unsichere Beziehung aufweist, ursprünglich nichts anderes darstellt, als eine reine Landanpassung, einen Schutz gegen das Austrocknen. Alle die übrigen Beziehungen erscheinen als secundäre. Das geht aber weiter. Die Thatsache, dass die ältesten, resp. einfachsten Schmarotzer sich vorwiegend in Süßwasser- und Landtieren gehalten haben, sowie das beste Gedeihen der noch unbewehrten rein protoplasmatischen Sarcodinen auf dem

*) Als ein gutes Beispiel für die Leichtigkeit, mit welcher je nach den äußeren Bedingungen die verschiedenen Zustände wechseln können, mag eine Beobachtung Cunningham's gelten. Viele Tümpel bei Calcutta sind fast immer mit einem Schaum von Euglenen bedeckt, der am Morgen von glänzend ziegelroter, am Abend von lebhaft grüner Farbe erscheint, während des Tages aber viel weniger sichtbar ist, als von Aufgang bis Untergang der Sonne, was mit periodischen Umwandlungen der Euglenen selbst zusammenhängt. Das trockne, staubartige Aussehen des Schaumes Abends und Morgens rührt von der Encystierung der Mehrzahl her, deren ruhende Protoplasmakörper sich dann über die Wasseroberfläche erheben und in vielen Fällen sogar die Berührung mit dem Wasser völlig aufgeben. Während des Tages dagegen werden die Euglenen freischwimmend im Wasser getroffen. Die verschiedene Färbung beruht auf dem verschiedenen Gehalt und der verschiedenen Verteilung des Farbstoffes. Helles klares Wetter wirkt befördernd auf die Schaumbildung, starke Regengüsse entgegengesetzt (43).



feuchten Lande (Myxomyceten) scheint dem Einfluss des Landes bei der Erzeugung des niedrigsten Tierlebens auf Grund des einfachsten Pflanzenlebens einen sehr hohen Anteil zu sichern. Und es fragt sich, ob nicht zum mindesten die erleichterte Atmung hierbei in's Spiel kommt. Die Fähigkeit, die Rindenschicht des Protoplasmas direkt zur schützenden Hülle erstarren zu lassen, ist der erste notwendige Schritt zur Differenzierung, der aber zugleich zu weiteren Schritten anregt, das ist zunächst die Benutzung der einmal gegebenen Fähigkeit als Schutzmittel auch gegen andere Fährlichkeiten, wie sie besonders die Schmarotzer auf ihren unsauberen Wegen bedrohen. Es ist wohl kaum angezeigt, anfangs einen anderen Anlass, etwa durch Wasserverschlechterung anzunehmen. Solche könnte höchstens in starker Fäulnis gefunden werden, die aber selbst wieder nur auf einer reichblühenden Organismenwelt beruht, also noch auszuschließen ist. Andere locale Ursachen, Schwefelquellen etwa, können füglich der Allgemeinheit der Erscheinung gegenüber nicht in Frage kommen. Die Beziehung zur Fortpflanzung macht einen anderen Eindruck; wenn die Myxomyceten infolge vorzeitigen Austrocknens in Ruhezustände übergehen, bilden die jungen Schwärmer Mikrocysten und die jungen Plasmodien ziehen sich zu getrennten derbwandigen Cysten zusammen. Erst die älteren Formen schreiten zur eigentlichen Fructification mit Peridie und Capillitium. Hier könnte die Encystierung die Gelegenheitsursache gewesen sein, welche den Anstoß gab, um die durch Nahrungsaufnahme angesammelten, zur Vermehrung drängenden Spannkräfte auszulösen, daher so häufig diese Verquickung, die ebenso gut fehlen kann, außer bei den schmarotzenden Sporozoen, denen der Schutz für die Schwärmlinge sogleich nötig war. — Dass die Encystierung im Wasser und namentlich im Meere zurücktritt, ist demnach nicht zu verwundern, wiewohl ein solcher Schutz unter Umständen nicht schaden könnte, wie gerade die reiche Skeletbildung der spezifisch marinen Protozoen, der Foraminiferen und Radiolarien beweist. Bei letzteren, dem stattlichsten Artencomplex, könnte man außer den chemischen Grundlagen, die im Seewasser, wie es scheint, alle Skeletbildung erleichtern (s. u.), die Abstammung von den Heliozoen, die das Süßwasser bevorzugen, vermuten, denn diesen, als den einfacheren, fehlt noch die Centralkapsel. Das Zurücktreten der Encystierung wäre dann kein ursprüngliches, sondern nachträglich erworben.

Etwas bestimmtes wird sich der Natur der Sache nach nicht mehr ausmachen lassen. Hier kam es darauf an, zu zeigen, dass gerade die Wesen, die unter dem Einflusse der Landanpassung stehen, zwar nicht in ihrem Formenreichtum, der bei den Radiolarien am größten ist, wohl aber in dem Wechsel und der Mannigfaltigkeit, deren das Einzeltier nach Function und Gestalt sich fähig zeigt, nicht unbeträchtlich vor den marinen im Vorteil sind. Und die Myxomyceten, die nur ihrer Sporenaussaat, d. h. nur der hochgradigen Landanpassung wegen, faute de mieux, von den Systematikern abgetrennt werden, weisen auf das glänzende Gedeihen der reinen Sarcode auf feuchtem Land hin. Der Ge-

danke, dass die erste Anregung des tierischen Lebens hier von der Beeinflussung der Luft und des Landes ausgegangen sei, hat wohl mindestens etwas so sympathisches, als das Suchen des Anfangs auf dem teils unzugänglicheren, teils für das tierische Leben ungünstig beanlagten Boden des Ozeans, ganz abgesehen davon, dass die Tiefseefauna im allgemeinen jüngeren Alters zu sein scheint.

Übrigens wurde wohl die harte Cyste der Protozoen nicht plötzlich, sondern stufenweise erworben, durch allmähliche Erhärtung. Das erste war eine gallertige Abscheidung oder Auflockerung der Rindenschicht, wie sie jetzt noch vielen zukommt, namentlich unter den Flagellaten, z. B. bei Chromulina. Hier aber stehen wir auf dem Grenzgebiete nach den einzelligen Algen zu, und die Gallerthülse stimmt mit der der Nostochaceen überein, bei denen früher ihre Bedeutung für die Landanpassung als Feuchtigkeitsaufsauger erwähnt wurde (s. o.).

Sobald die Encystierung vollzogen ist, sind Sporen oder Keime der Verbreitung durch die Luft fähig. Man braucht nicht so weit zu gehen, dass man, um die Frage nach der ersten Entstehung des Lebens von sich wegzuweisen, die ersten Keime von anderen Gestirnen durch den Weltraum mit oder ohne das Vehikel der Meteoriten anfliegen lässt, wobei sie doch dazu voraussichtlich bei dem starken Fall gegen die Erde und der daraus folgenden Erhitzung verbrennen müssten (vielleicht die Ursache für den Kohlengehalt mancher Meteoriten), — uns genügt es, dass die irdischen Cysten nach allen Teilen der Erde verführt werden können, für gewöhnlich mehr in den Ebenen und etwa am Rande der Wüsten, durch starke Luftbewegungen ebenso über die Gebirge, Meere und alle trocknen Räume hinweg. Wie lange die Lebensfähigkeit in der Cyste bestehen bleibt, und wie weit die Eintrocknung gehen kann, darüber sind naturgemäß exacte Beobachtungen nicht häufig, für Gregarinen konnte Moniez feststellen, dass sich die eingetrockneten Cysten der neuen Form *Gymnospora nigra* in vertrockneten Raupen von *Vanessa urticae* noch nach sechs Jahren entwickelten (44); es ist zu erwarten, dass spezifische Verschiedenheiten da sein werden, wie andererseits eine bestimmte Beschränkung sich schwerlich je wird erweisen lassen.

Nach der pflanzlichen Seite hin führen die Encystierungen in ununterbrochener Reihe durch befruchtete Eier oder unbefruchtete Dauersporen bis zu den Embryonen, die als Samen in harter Hülle eingeschlossen sind und die höchsten Grade des Austrocknens nach experimenteller Erfahrung vertragen.

Auf der tierischen Leiter reiht sich an die Encystierung der Protozoen die Bildung hartschaliger, abgerundeter Eier. Während die Eier im Innern des mütterlichen Körpers oft noch amöboid beweglich und die im Wasser abgelegten meist mit weicher Hülle versehen sind, werden die, welche, wenn auch nur zeitweilig, die freie Berührung mit der Luft vertragen sollen, durch eine harte Schale geschützt; der Unterschied tritt am schärfsten hervor bei den Tieren, die je nach der Jahreszeit verschiedene Eier entwickeln, weichschalige, welche sich gleich

nach der Vollendung entwickeln, und hartschalige Dauereier, die härtere Schicksale zu überstehen bestimmt sind, Schicksale, die ihnen durch die Wechselverhältnisse des Landes, bez. des Süßwassers, bereitet werden.

Das Ei, jene erste und allgemeinste abgerundete Individualität, jenes ewige Rätsel einfachst gleichmäßigen Aufbaues und unendlich zusammengehäufter Keime, es enthält die Fähigkeit in sich, unter geeigneten Bedingungen ein neues Tier zu entwickeln. Wenn aber durch Widerstandsfähigkeit gegen äußere Einflüsse es ihm gestattet ist, den Transport unter möglichst verschiedenen Verhältnissen zu ertragen, so ist es in der Lage, jene Bedingungen außerordentlich variieren zu lassen und so zu allen möglichen Anpassungen dem Embryo, oder besser der Larve, Anregung zu geben. Das gilt am meisten von den Eiern der Süßwassertiere, die Schmarotzer wiederum mit einbegriffen.



Fig. 11. Embryo von *Hydra*, mit zerfallender Chitinhülle (aus BRONN).

Betreffs der Hüllen, die dabei den Schutz erzeugen, ist es vom biologischen Standpunkt aus gleichgiltig, ob dieselben, wie bei vielen niederen Tieren, durch Verhärtungen der peripherischen Dotterschicht selbst erzeugt werden, oder ob sie, wie in wenigstens ebenso vielen Fällen von besonderen Schalendrüsen oder den Wänden des Eileiters abgeschieden werden. Daher berücksichtigen wir es nur in zweiter Linie, ob die Schutzhülle als Dotterhaut oder Chorion zu bezeichnen sei.

Die sämtlichen Coelenteraten, Spongien und Cnidarien sind wohl alle mit weichschaligen Eiern, die wie bei den Anthozoen sich oft schon im Gastrovasculararraum entwickeln, ausgestattet, allein außer Hydra, welche in ihrem Eierstocke nur je ein einziges Ei erzeugt, das je nach der Art mit verschieden gestalteter Hülle umgeben wird. Es mag Austrocknen und Kälte ertragen, wobei allerdings die Anpassung bei unseren Süßwasserpolypen insofern doch eine verschiedene ist, als *Hydra viridis* von April bis zum October, *fusca* aber vom September bis zum Januar geschlechtsreif wird. In jedem Falle wird die Winterkälte ertragen.



Fig. 12. Ei von *Diplozoon paradoxon* (nach BREHM).

Die Echinodermen kommen nicht in Betracht, haben wohl auch nirgends hartschalige Dauereier.

Unter den Plattwürmern umhüllen die Cestoden ihre Eier nach der Befruchtung mit dem Secret besonderer Schalendrüsen. Die Membran richtet sich nach den Erfordernissen, die an den Embryo gestellt werden. Sehr zart ist sie dann, wenn derselbe bereits, wie bei den meisten, im Uterus sich entwickelt.

Fest dagegen und gedeckelt wird die Hülle bei *Bothriocephalus*, *Ligula* u. a. da, wo das Ei vor der Entwicklung abgelegt wird. Und der Schutz ist so ausgiebig, dass der Embryo viele Monate ungefährdet darunter sich halten mag.

Die Trematoden haben Schalendrüsen von ähnlicher Bedeutung; bei den ectoparasitischen Polystomeen haben die relativ großen Eier ihre Hülle, die außerdem einen Deckel trägt für erleichtertes Auskriechen, noch einen oder zwei Anhangsfäden zur Befestigung, einen bei den Tristomeen an Meeresfischen, einen oder zwei bei den Polystomeen, die außer Fischen auch Amphibien und Reptilien plagen.

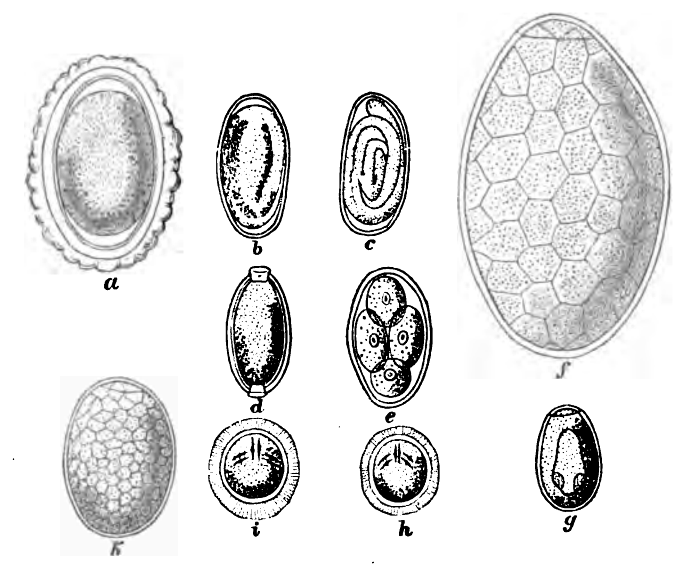


Fig. 13. Eier von menschlichen Darmwürmern bei 400 maliger Vergrößerung. *a* von *Ascaris lumbricoides*, *b*, *c* von *Oxyuris vermicularis*, *d* von *Trichocephalus dispar*, *e* von *Dochmius duodenalis*, *f* von *Distomum hepaticum*, *g* von *Dist. lanceolatum*, *h* von *Taenia solium*, *i* von *T. saginata*, *k* von *Bothriocephalus latus*. (Nach Leuckart).

Unter den Turbellarien haben die Dendrocoelen zwar Kapseln, welche eine Summe von Eiern umschließen, aber wohl seltener zum Schutz gegen Atmosphärilien, wie etwa bei den Planarien, als im Interesse einer andern Form der Brutpflege, da sie zu gleicher Zeit noch Dotterelemente bergen, welche von den Eiern aufgenommen werden. Bei den Rhabdocoelen, die vorwiegend hier ins Spiel kommen, bei ihrem Artenreichtum im Süßwasser, steckt nur je ein Ei mit Dotter in einer Kapsel, deren Bedeutung bei den durchsichtigen Mesostomeen am besten hervortritt. Denn hier werden erstens zartschalige Sommereier erzeugt, die innerhalb des Mutterleibes sich entwickeln, zweitens aber Wintereier mit besonders harten Schalen, die abgelegt werden (45).



Fig. 14. Eikapsel von *Promesostoma marmoratum*, an einem Algenfaden befestigt. (Nach von Graff).

Die Nemertinen mit Laichmassen und Cocons

kommen nicht so sehr in Betracht, da wir über die Fortpflanzung der auf dem Lande lebenden weniger unterrichtet sind.

Unter den Gastrotrichen haben die kleinen Süßwasserichthyidien ihre Eier den Mesostomeen ähnlich differenziert, da sie die Sommereier im Körper entwickeln, die Wintereier aber ablegen (46. 47).

Die Rotatorien unterscheiden sich von ihnen nur darin, dass sie meist zwar auch dünnschalige Sommer- und hartschalige Wintereier entwickeln, beide Formen aber nach außen abgeben. Entgegen der früheren Annahme, dass die Sommereier parthenogenetisch, die Dauereier auf Befruchtung sich entwickeln sollen, hat Plate (48) gezeigt, dass die Produktion je auf verschiedene Weibchen sich verteilt, die immer nur die eine Form liefern, nämlich Männchen oder Weibchen oder Wintereier, deren Schale mit Facetten, Poren, Haaren oder Höckern oft sehr zierlich ausgestattet ist, und die schließlich Weibchen liefern, wie ja von vielen Arten die Männchen noch gar nicht bekannt sind.

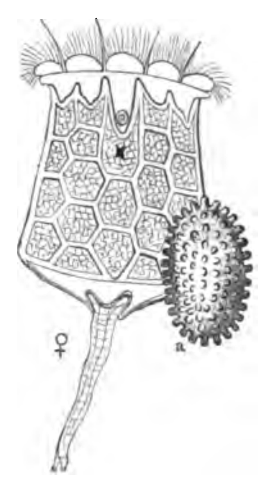


Fig. 15. Ein Rädertierchen, *Brachionus Leydigi*, mit anhängendem Winterei *a*.

Die Tardigraden *Echiniscus testudo* und *Arctiscon Milnei* auf unseren Dächern umhüllen sie mit der abgestreiften Körperhaut (Fig. 16).

Die Eier der Acanthocephalen enthalten beim Austritt aus der Genitalöffnung bereits einen Embryo, der aber mit mehreren, gewöhnlich drei festen Hüllen umgeben ist.

Bei den oviparen Nematoden sind die widerstandsfähigen Eier des Spulwurms bekannt genug (s. Fig. 14). Auch die des Peitschenwurms, *Trichocephalus dispar*, sind eigentümlich verwahrt in kräftiger Hülle an beiden Polen mit Endzapfen. Bei *Strongylus* haben sie einen höckerigen Eiweißüberzug u. dgl. m. *Mermis* schützt sie besonders und hilft ihnen zur Verbreitung. Die dicke linsenförmige Schale (Fig. 17) hat zwei lange in Quasten aufgelöste Zipfel. Der Embryo verweilt vom Sommer bis zum Frühjahr darin. — Ganz besonders raffiniert ist die chemische Differenzierung der Eischalen. So passieren die Eier von *Ascaris lumbricoides* den Wirbeltierdarm unverändert, werden aber im Darm von

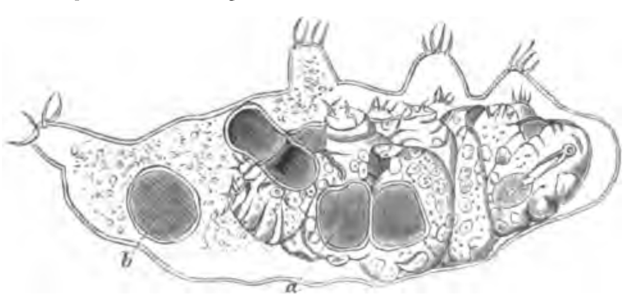


Fig. 16. *Macrobiotus Dujardini Doy.*, in dem Augenblick, in dem er seine Eier (*a* noch im Eierstock, *b* ausgetreten) in die abgestreifte Haut ablegt. (Aus Hayek).

Polydesmus complanatus und *Julus guttulatus* aufgelöst, selbstverständlich Anpassungen, die durch den Parasitismus erworben sind.

Die Gephyreen interessieren hier nicht als Meeresbewohner. Besondere Schutzhüllen fehlen.

Unter den Anneliden tritt die Einwirkung, welche das Medium auf die Eibildung ausübt, besonders stark in den Vordergrund. Die marinen Polychaeten wenden ihnen schon in der Anlage viel weniger Sorgfalt zu. Die Eierstöcke lösen sich häufig auf und los und flottieren im Körper, worauf die Eier durch Bersten der Leibeswand nach außen gelangen oder durch Segmentalorgane abgeführt werden. Bei den Oligochaeten des Süßwassers und des Landes dagegen bleiben die Ovarien an ihrer typischen Stelle, und es gesellen sich besondere Drüsen hinzu, um entweder das Ei mit einer Schale oder alle zusammen mit einem Cocon zu umhüllen. Unter den Hirudineen ist jenes große, aus Schleim und Erdklümpchen erhärtete Cocon wohlbekannt, womit der medizinische Blutegel seine Eier im Uferboden, ein Stück vom Wasser entfernt, vortrefflich schützt; sie sind natürlich dem Austrocknen besonders ausgesetzt.

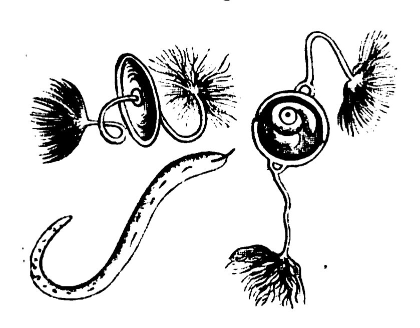


Fig. 17. Eier und Larve von *Mermis*. (Aus Brehm).

Unter den Krebsen sind die Branchiopoden (49) nicht nur durch die Trockenfähigkeit, sondern durch das Trockenbedürfnis ihrer Eier seit Siebold berühmt geworden. Die ganze Unterordnung ist ja aber auch auf Binnengewässer, bis zu Regenpfützen hinab, beschränkt. Zwar haben *Branchipus* und *Artemia* einen Brutraum am Hinterleibe und die übrigen tragen Eiersäcke an den Beinen. In den Bruträumen aber sind weichschalige Eier, hartschalige werden abgelegt, sie sinken in den Schlamm und liefern nur dann sichere Embryonen, wenn der Boden vorher gründlich erhärtet war. Bei *Artemia*, meint Siebold, werden die Eier nur dann abgelegt, wenn Schalendrüsen gehörig ausgebildet sind. Kürzlich wurde erst durch Noll festgestellt, dass die ausgetrockneten Eier der kleinen Salinenkrebse *Artemia salina* und *Milhausenii* ihre Keimfähigkeit wenigstens acht Jahre bewahrt hatten.

Von den Daphniden (50), vorwiegend Süßwasserbewohnern, kennt man seit lange den Unterschied der Sommer- und Wintereier. Letztere haben nicht nur eine dickere Schale, sondern werden auch noch bei vielen (*Daphnia*, *Simocephalus*, *Moina*) in den schützenden Brutraum des Ephippium aufgenommen. Die ganze Schale oder eben nur der genannte Teil umschließt ein oder zwei Eierpackete. Die Sommereier entwickeln sich wieder parthenogenetisch, die Dauereier bedürfen der Befruchtung, ohne die sie bald wieder zerfallen; ja die Eier werden ohne Begattung gar nicht abgelegt, außer bei *Moina paradoxa*. Weismann hat aber außer

diesen Unterschieden noch die sehr wichtige Thatsache constatiert, dass die Wintereier von *Leptodora hyalina* aus der doppelten Menge von Zellen aufgebaut werden, als die Sommereier. Diese entstehen in je einer Ovarialkammer mit 4 Zellen. Eine Zelle wird zum Ei, die andern dienen ihm als Nährstoff. Für die Wintereier wird aber das Material von zwei Kammern verbraucht. Es entwickelt sich nur in je einer um die andere abwechselnd ein Ei. Die Kammern, die keine Eier enthalten, bekommen eine epitheliale Auskleidung um die vier Keimzellen, diese zerfallen und werden von den Epithelzellen aufgenommen. Schließlich verschmelzen die letzteren zu einer einzigen Protoplasmamasse, die das Ei wiederum als Nahrung aufnimmt oder auffrisst. Bei anderen Gattungen dienen noch mehr Kammern als Nährkammern. Die Ableitung der Cladoceren von den Branchiopoden macht es zum mindesten höchst wahrscheinlich, dass die Dauereier ursprünglich nur Trockeneier waren.

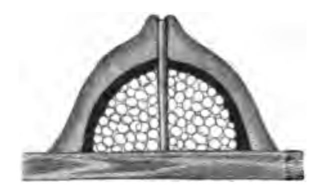



Fig. 18. Links halbiertes Erdnest von *Julus fallax* mit den Eiern, durch welches sich ein nach oben kaminartig sich öffnender Hohlraum erstreckt Rechts ein Ei von *Glomeris conspersa* im Innern der geöffneten Erdkapsel. (Nach O. vom Rath.)

Die Tracheaten haben die allerverschiedensten Mittel, ihre Eier zu schützen. Die Spinnen umhüllen sie mit dem dichten Cocon. Unter den Myriopoden hat *Polydesmus complanatus* nach Schlechtendal's hübscher Beobachtung (51) eine wunderliche Manier, den Eihaufen mit einem Schutzmantel zu versehen. Er frisst eifrig Erde, um sie als Kot wieder abzugeben. Indem er aber fortlaufend Kotklümpchen neben Kotklümpchen setzt, baut er zuerst einen Wall und schließlich eine unregelmäßige, nur oben offene Pyramide. Allerdings bezweifelt O. vom Rath

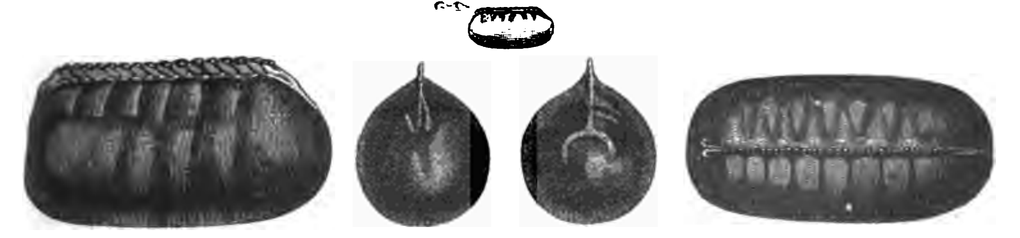


Fig. 19. Eikapsel von *Periplaneta orientalis*, oben in nat. Gr. (Aus Brehm.)

den Durchtritt durch den Darm wegen der Schwierigkeit der Beobachtung (152), dafür giebt er uns Bilder von verschiedenen merkwürdigen Eikapseln unserer Tausendfüßler (Fig. 18).

Die meist sehr zierliche Gestalt und Skulptur, welche das Chorion der Insekteneier (s. 55 u. 56) auszeichnet, hat längst zu den Freuden der Naturliebhaber gehört. In vielen Fällen kommt noch eine Schutz-

hülle hinzu, jener Kitt bei *Gastropacha neustria*, oder die Haardecke, womit *G. lanestris*, der Wollafter, den Eihaufen einhüllt, besonders charakteristisch die Cocons uralter Orthopteren, *Mantis*, *Blatta*, *Gryllotalpa* u. v. a. Bei den Schildläusen dient der breite Rückenpanzer der Mutter noch nach dem Tode den Eiern als Schutz, zumeist gegen den Winter. Bei der Mannigfaltigkeit, die hier herrscht, mag nur im umgekehrten Sinne des interessanten Schutzes gedacht werden, den das Hydrophilusweibchen seinen Eiern gegen den Einfluss des Wassers angedeihen lässt, als Beweis, wie fest bei diesem Wasserkäfer das Landleben



Fig. 20. *Mantis*. Links ein Eierhaufen, aus dem Junge auskriechen. (Aus Brehm).

eingewurzelt ist. Die Eiablage im Frühling wird durch die Bildung des merkwürdig kunstvollen Cocons eingeleitet (52). Mit dem Bauch an die Unterseite eines schwimmenden Blattes angedrückt, entleert der Käfer aus vier aus dem Hinterleibe hervortretenden Röhren Sekretfäden, die zum Gespinnst sich vereinigen und in Folge der Hinterleibsbewegungen die gesamte Bauchfläche des Abdomens überziehen. Dann wird die gesponnene Schale durch Umdrehen auf den Rücken genommen und eine neue gesponnen. Beide werden an den Rändern vereinigt. Jetzt werden die Eier von hinten her reihenweise abgelegt, indem der Käfer allmählich nach vorn herausrückt. Schließlich wird vorn ein gewölbter Deckel mit einer nach oben gekehrten Spitze dazu gesponnen. Letztere bleibt, da an ihrem Ende sich innen Luft befindet, stets nach oben gerichtet und hält den befrachteten Kahn in der richtigen Schwebe.

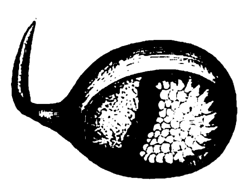


Fig. 21. Geöffnete Eikapsel von *Hydrophilus piceus*.

Die Mollusken haben meist im Wasser dünne Eischalen (53. 54), doch giebt es hier gerade zahlreiche Ausnahmen, namentlich kommen Kapseln, Cocons reichlich vor, mit doppelter Bedeutung, wie sie bei den Dendrocoelen angedeutet ist. Die Muscheln haben eine zarte Eihaut, so gut wie jene Gastropoden, welche ihre Eier in Laichbänder einbetten, Opisthobranchier, Basommatophoren, ähnlich Ptero- und Heteropoden. Unter den

Tintenfischen sind die gestielten dunklen Schalen der Sepien die bekanntesten. Die Prosobranchier zeigen den größten Wechsel, indem sie bald wunderlich gestaltete Kapseln in Bänder oder Klumpen vereinigen, wie die von *Buccinum*, die Seeseife, bald aus Eiern und Sand schüsselförmige Gebilde zusammenkitten wie *Natica*. Jene Kapseln enthalten meist mehrere bis viele Eier, von denen nur eins sich ausbildet, um dann die Geschwister aufzufressen. Alle diese Erhärtungen dienen wohl so gut wie ganz als mechanischer Schutz. Bei den Landschnecken giebt es beinahe alle Stufen der Trocknisanpassung. Die weichschaligen Eier von *Agriolimax agrestis* sollen ein wiederholtes Eintrocknen und Wiederaufquellen vertragen können ohne Gefahr für die Entwickelung. Alle Schnecken, die am Boden leben oder noch besser im Feuchten, im Laub und dergleichen, haben dünne, durchsichtige Eierschalen; die aber mehr an Trocknis angepasst sind, lagern Kalk in ihnen ab, unter unseren Nacktschnecken der große *Arion empiricorum* ein wenig; die *Amalia marginata*, die trocknere Waldabhänge mit Steinen und Geröll zwischen dem Humus bevorzugt, hat ovale weiße (kalkige) Eier (wohl eine Anpassung an das trocknere Klima der Mittelmeerländer, aus denen sie stammt), ähnlich *Helix pomatia* und als höchste Steigerung die großen afrikanischen Achatinen mit harten, bis taubeneigroßen Eiern.

Die Tunicaten, ohne Dauereier, kommen hier nicht in's Spiel.

Unter den Fischen herrschen weichschalige runde Eier vor (57. 58.). Eigentümlich ist es, dass die Ausnahmen gerade Gruppen betreffen, die entweder sehr tief stehen (*Myxine*) oder aber, zu den Palaeichthyes gehörig, von sehr hohem geologischen Alter sind (Chimären und Plagiostomen). Das große längliche, an beiden Polen mit Ankern versehene Ei der *Myxine* nimmt eine Ausnahmestellung ein; sodann die hartschaligen dunklen, bald viereckigen und in Zipfel ausgezogenen, bald conischen und mit Spiralleisten versehenen (Cestracion) Eier der Knorpelfische, auf die wir später zurückkommen müssen (Fig. 23—25). Die Teleostier sollen durchweg runde zarte Eier haben nach Günther, doch werden von *Antennarius*, dem wunderlichen Pediculaten, hartschalige angegeben, eine Ausnahme, die wohl nur unbedeutend sein kann. Hingegen ist es bezeichnend, dass die andere Gruppe der Palaeichthyes, die Ganoiden, Eier haben wie die Amphibien, mit einer Gallertmasse umgeben, zum Austrocknen allerdings nicht geeignet, wenn nicht künftige erfolgreiche Untersuchungen des *Protopterus* etwas anderes ergeben. Für gewisse Teleostiereier muss aber, ohne direkten Beweis, eine hohe Fähigkeit des Austrocknens angenommen werden. In Ostindien taucht an Orten, wo monate-, ja jahrelang kein Wasser gestanden hat, nach einigen Regentagen eine überaus reiche Fischbrut auf, die nur aus dem Boden stammen kann, wo die Eier trocken gelegen haben müssen.

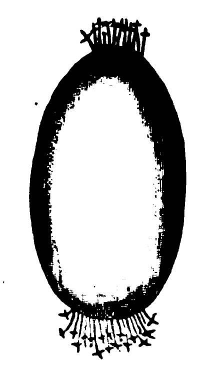


Fig. 22. Ei von *Myxine glutinosa*. (Aus Günther).

Die weichen Eier der Amphibien scheinen wenig für das Über-

stehen von Trocknis geeignet. Wenn sie, wie bei *Chiromantis* u. a., auf Blättern außerhalb des Wassers, wiewohl nahebei, abgelegt werden, dann sind sie von einer Schleimmasse umgeben.



Fig. 23. Ei eines *Scyllium*. (Aus GÜNTHER).



Fig. 24. Ei von *Cestracion Philippi*. *II* Längsschnitt. *a b* Spiralfalten, *c* Höhlung für das Ei. (Aus GÜNTHER).

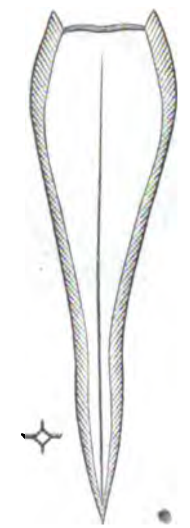


Fig. 25. Ei von *Chimaera monstrosa* (n. GÜNTHER).

Die **Reptilien**, die ihre Eier durchweg außerhalb des Wassers ablegen, haben eine kräftige pergamentene Eihaut gebildet, die bei Schildkröten und Krokodilen kalkig und starr genug wird. Auch die Chamäleonten legen kalkschalige Eier im Schatten des Laubes ab. Besonders nötig wird natürlich die schützende Hülle bei den **Vögeln**, die ihres Flugvermögens wegen nur in Intervallen ihre großen Eier zu legen vermögen; hier sind dieselben für die Zwischenzeiten am vollkommensten gegen die Atmosphärilien versorgt.

Ein Überblick über die Reihe zeigt die Abhängigkeit der schützenden Hüllen von dem trocknenden Einfluss des Landes, oder zum mindesten von der stärkeren Ausprägung der Jahreszeiten auf dem Lande und im Süßwasser. Bei den Schmarotzern mag derselbe Gesichtspunkt gelten, da ihren Eiern, wenn sie auch nicht notwendig zeitweilig auf dem Lande aus-

halten müssen, doch die Möglichkeit, auch den Trockenaufenthalt zu überstehen, gegeben ist, eine Chance mehr, wieder einen passenden Wirt zu erwischen. Die verhältnismäßig wenigen Ausnahmen, dass hartschalige Eier im Seewasser liegen, läuft zum guten Teil auf einen Zusammenhalt einer Anzahl von Dottern hinaus, von denen nur einer auf Kosten der übrigen zur Entwicklung gelangt. Die Fälle, die außerdem bestehen bleiben, vermindern sich vielleicht noch, wenn wir künftig wahrscheinlich machen können, dass manche ihrer Erzeuger ursprünglich auf dem Lande lebten.

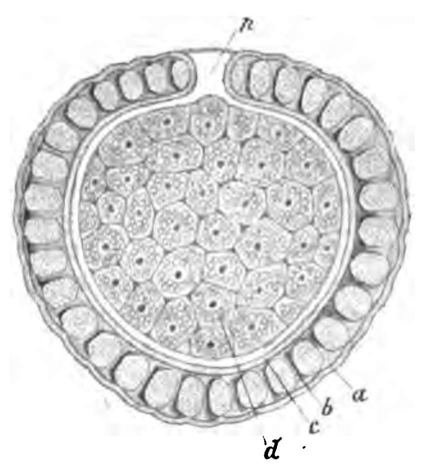


Fig. 26. Gemmula von *Spongilla fluviatilis*. *a* Äußere cuticulare Schicht, *b* Amphidisken, *c* innere cuticulare Schicht, *d* Keimkörper, *p* Porus. (Nach Vejdovský).

Im Dienste der Fortpflanzung finden wir aber auch einige Land- bez. Saisonanpassungen bei Knospen oder Erzeugnissen ungeschlechtlicher Vermehrung, die Gemmulae der Süßwasserschwämme und die Statoblasten der Bryozoen. Jene Gemmulae, runde Knospen mit Nahrungskörpern, stärkeähnlichen Körnern im Innern, außen oft geschützt außer einer verdichteten Rinde durch eine Lage von Nadeln oder radiär gestellte Doppelanker oder Amphidisken zeigen, wenn auch ähnliche Verhältnisse schon bei Seeschwämmen beobachtet sind, doch den ungeheuren Vorteil für die Süßwasserformen etwa im Gebiete des Amazonenstroms. Hier bleiben nach dem Abfließen der großen Überschwemmungsgewässer die Schwämme massenhaft außerhalb des Wassers am Gesträuch hängen, trocknen aus und gehen zu Grunde. Nur ihre Gemmulae, gegen Sonne und Wind gefeit, überstehen die Trockenzeit, in der sie weithin sich verbreiten. Die Statoblasten, am Funiculus erzeugt, sind linsenförmige Keime, mit harter Schale, rings meist mit lufthaltigem Schwimmring, bei *Cristatella* außerdem mit ankerförmigen Randdornen. Sie dienen ebensowohl zur Überwinterung, als zur Verbreitung durch die Luft (7. 59).


Fig. 27. Statoblast von *Cristatella mucedo*. (Aus Leunis-Ludwig).

Man kann hier jene Fälle anschließen, wo, wie bei Tänien, in der Eicyste bereits ein fertiger Embryo steckt. Das leitet zu jenen Erscheinungen über, wo ein ganzes Tier sich mit einer Kapsel umgiebt zum Schutz gegen Trocknis, oder wo das Tier selbst bis zu hohem Grade auszutrocknen vermag, wie ein Pflanzensame, ohne in seiner Lebensfähigkeit beeinträchtigt zu werden. Unter den Schmarotzern könnte man hier an *Ollulanus* und die Trichinen denken, wiewohl da

die Cyste innerhalb des Muskels oder der Magenschleimhaut u. s. w. natürlich keine Trocknis setzt, sondern nur eine Herabminderung der Lebensthätigkeiten. Das Einkapseln von Cercarien nach Verlust des Schwanzes ist dagegen wohl eine Landanpassung, da die Cysten auf diese Weise leicht aus dem Wasser heraus an Pflanzen und so in den Darm der Säuger gelangen, in deren Leber das reife Distomum sich entwickelt. Hierher gehört ebenso die Encystierung vieler Milben, zumal Hydrachniden, in ihren Schmarotzerzuständen, wo freilich die Cyste ebenso oft im Wasser, wie auf dem Lande vorkommt.

Die Fähigkeit, ohne Cyste sich der Trocknis zu überlassen, also selbst auszutrocknen, ist begreiflicherweise viel schwieriger zu erwerben und in der That bloß von ganz kleinen Geschöpfen erworben worden. Berühmt sind als Anabioten die Tardigraden, Bärtierchen oder Moosmilben, deren Austrocknungsgrenzen noch gar nicht bekannt sind. Von den Rädertieren, denen man früher, ihrem Aufenthalt in oft ephemeren Wasseransammlungen gemäß, dasselbe Vermögen zuschrieb, wird es neuerdings geleugnet, sicher scheint zu sein, dass die Dauereier am meisten beteiligt sind, über dürre Trockenzeiten hinwegzuhelfen, wenn auch manche, zum mindesten die Philodineen, sich bei Trocknis in eine Gallertschicht hüllen, also eine Cyste abscheiden (60. 61). Dagegen gehören hierher viele der kleinen Anguilluliden, von denen *Tylenchus tritici* jahrelanges Trockenliegen der Weizenkörner siegreich überdauert. Die vielen kleinen Nematoden, die man jetzt als freilebend in der Erde kennt, sind wohl auf ihr Verhalten in der Dürre erst noch zu prüfen. Interessant ist die erste Erwerbung einer Cyste bei der einzigen echten Landrhabdocölide, *Prorhynchus sphyrocephalus*, bei der ein Exemplar in einem feinen granulösen Bläschen, das sie abgeschieden hatte, gefunden wurde (de Man) (45). *Pentastomen*, die nach außen gelangt sind (*P. denticulatum*), um von einem definitiven Wirt aufgeschnüffelt zu werden, kapseln sich wieder ein, wenn der günstige Zufall nicht eintritt.

Zu den Trockencysten hat man aber noch manches zu rechnen, die Puppengespinnste der Insekten, so oft auch derartige Hüllen als andere Schutzmittel gebraucht werden. Auch die besonders starke Haut der Puppen ist selbst etwas Cystenartiges, um das Tier während der Ruhe, wo es keine schützende Stelle aufsuchen kann, zu bewahren, gegen die Witterung, vor allem gegen Trocknis, womit sich selbstverständlich andere Schutzmittel, wie Mimicry und Färbung, verbinden können. Selbst ein Nematode (*Rhabditis coarctata* Leuckart) bildet eine ächte Puppe an *Aphodius fimetarius*. Bisweilen geht die Bildung der Schutzhüllen noch weiter, beim Speckkäfer, *Dermestes*, bleibt die Puppe innerhalb der letzten Larvenhaut. Bei den Blasenkäfern, z. B. *Meloë*, lebt die erste Larvenform vom Ei und Honig der Bienen. Dann »hebt sich die Larvenhaut ab, ohne zu bersten, und beherbergt in ihrem Innern eine Larve von Gestalt einer hornigen Fliegenpuppe. Innerhalb dieser Puppe tritt nach abermaligem Abheben der Körperdecke wieder

eine weichhäutige, madenartige Larve auf, welche nichts mehr zu fressen scheint, und diese erst geht in die eigentliche Puppe über« (62). Bei den Milben gehört eine eigentümliche, oft gestielte Cyste, in der sie sich verwandeln und das letzte Beinpaar bekommen, zum normalen Entwicklungsgang.

Unter den Schnecken ist ein Fall von echter Cystenbildung beobachtet, bei *Testacella*, die bei ihrer unterirdischen Lebensweise gegen Ausdörren des Bodens ihre Schleimmassen benutzt, um sich in ein erhärtendes Cocon zu hüllen (92). Der Schleim freilich spielt bei ihr so wie so, noch mehr als bei andern Pulmonaten, eine Schutzrolle, da die eigentümliche Verlagerung des Mantels an das Hinterende zu einer wunderlichen Einrichtung geführt hat. Die Atemöffnung geht nicht frei nach außen, sondern am Hinterende in diesen Mantelraum. Durch Einsenkung der Rückenhaut am Beginn der Nackenfurchen wird am Vorderende vor der Mantelmitte eine secundäre Atemöffnung erzeugt, durch welche die Respirationsluft ihren Weg nehmen muss. Auf Reiz wird hier reichlicher Schleim abgesondert, der durch die Exspirationsluft blasig aufschäumt und das Tier bald einhüllt. Vermutlich ist es diese Schleimmasse, — Beobachtungen fehlen, — die auch zur Cystenbildung verwandt wird.



Fig. 28. *Testacella*, links Hinterende, rechts Kopf. (Aus FISCHER. Manuel de Conch.)

Unter den Gesichtspunkt der Einkapselung kann man aber ebenso gut alle die Deckel rechnen, mit denen die Landschnecken sich gegen Trocknis schützen. Die Vorderkiemer, die auf's Land gehen, kommen hier weniger in Betracht, da sie ihren Deckel bereits als ständiges Schutzorgan, das sie im Wasser erwarben, auf dem Schwanzrücken tragen; immerhin ist die enorme Dauer bei den Ampullarien, die eine Ruhezeit von mehreren, vielleicht selbst fünfzehn Jahren überstehen, bemerkenswert (63). Anders die Pulmonaten; sie bilden bald nur eine eintrocknende Schleimschicht, die bei stärkerer Dürre oder Kälte, indem sich das Tier weiter zurückzieht, verdoppelt, ja vervielfacht werden kann. Bekanntlich gesellen sich Kalkablagerungen dazu, um den Deckel zu verstärken, bei unserer *Helix pomatia* nur unter dem Einfluss der Kälte als Winterdeckel, bei manchen Schnecken der Xerophytenregion, z. B. *Zonites candidissimus*, bei jeder noch so kurzen Dürreperiode. Bemerkenswert ist es, dass auch unter den Basommatophoren mehrere kleine Planorbisarten einen Kalkdeckel abscheiden, um das Austrocknen der Gewässer, in denen sie leben, erfolgreich zu überstehen.

Unter den Wirbeltieren wird die Cystenbildung außerordentlich selten, ja es kommen im Grunde nur die Dipnoer in Betracht, und auch unter diesen ist sie nur vom afrikanischen Schuppenmolch mit Sicherheit beobachtet. Hier aber kennen wir sie genau, da sich das Interesse neuerdings mehrfach darauf gelenkt hat. Die Sendung eingekapselter

Tiere, die Wiedersheim zur Verfügung stand, und Stuhlmann's Untersuchungen im Vaterlande der Art, in der Nähe der Sambesimündung am Quilimane, wo sie entdeckt wurde, geben wünschenswerten Aufschluss. Die Tiere leben im seichten Wasser; zu Anfang der Trockenzeit gehen sie in den Schlamm, am Quilimane bereits im Juni, während sie in Senegambien erst im August laichen. Sie graben sich tiefer und tiefer mit der abnehmenden Feuchtigkeit. Wenn diese nur noch eine Spur beträgt, schreiten sie in zusammengekrümmter Lage, den Schwanz seitlich über den Kopf geschlagen, zur Schleimabsonderung durch die Haut. Es werden mehrere dunkle Lagen gebildet, die außen mit dem Thon und der Erde verkleben, wodurch die bekannten Kugeln entstehen. Nach Wiedersheim-Parker soll die Schleimcyste am oberen Ende durch einen gleichfalls mit Schleim ausgekleideten Luftgang noch mit der äußeren Luft in Verbindung stehen. Diese Schleimröhre führt in den Mund, als wenn das Tier eine Pfeife im Maule hätte. Sie ist nach Stuhlmann nicht immer

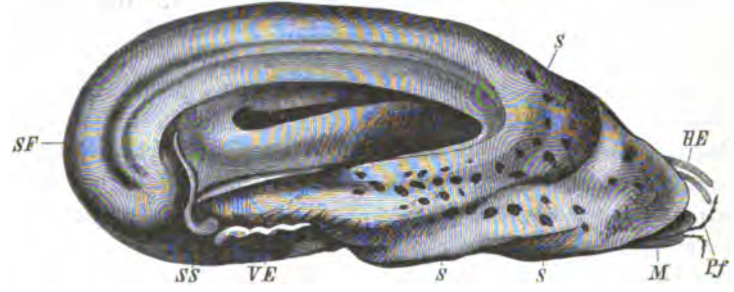


Fig. 29. *Protopterus annectens*, in der Lage, die er in seiner Schleimkapsel einnimmt, *M* Mund, *VE* Vorder-, *HE* Hinterextremitäten, *S* Schwanz, *SF* Schwanzflosse, *SS* Schwanzspitze, *Pf* Beginn der Kapsel. (Nach Wiedersheim, etwas verändert.)

typisch ausgebildet. Die Fähigkeit, sich dem Austrocknen anzubequemen, also die Anpassung an's Trockne, ist individuell verschieden; denn als Stuhlmann eine Anzahl durch schnelles Austrocknen zum Einkapseln brachte, starben drei Viertel der Tiere. Auf ähnliche Verschiedenheiten deuten die Erfahrungen an den Tieren hin, die in Europa gefangen gehalten wurden. Das Exemplar im Londoner Krystallpalast blieb mehrere Jahre frisch und lebhaft, obwohl man ihm Thonschlamm reichlich zur Verfügung stellte, Duméril's Tiere dagegen bekundeten im September durch reichliche Schleimabsonderung Neigung oder Bedürfnis sich einzukapseln, und thaten es, als ihnen die Bedingungen dazu gegeben wurden. Das Beispiel erläutert ausgezeichnet die Abstufungen, welche in der Trockenanpassung, durch die Encystierung bedingt, sich geltend machen.

Wer den Begriff der Encystierung recht weit fassen will, kann hierher außer den zu Trocken- oder Kälteschlaf sich bergenden Reptilien noch die mannigfachen Hüllen zählen, mit denen sich winterschlafende Säuger bedecken. Freilich ist bei ihnen die Erstarrung selten eine so vollständige, und die Ursache meist nicht Trocknis, sondern die Kälte, wiewohl ein Insektenfresser, der Tanrek, *Centetes*, auf Madagaskar

seinen Sommerschlaf hält während der dürren Jahreszeit. Unsere Winterschläfer, hauptsächlich Nager, pflegen sich Vorräte einzutragen, teils für ein etwaiges Erwachen, teils als Schutz gegen die Kälte, und nur mit der Herabsetzung ihres Atembedürfnisses lässt sich bei manchen die völlige Abschließung gegen die Außenwelt erklären. Der Bobac z. B. (*Arctomys bobac*) verstopft den Zugang zu seiner Wohnung mit einem meterdicken Pfropfen aus Steinen, Sand, Gras und dem eigenen Kot. Der Hamster vermauert, nachdem er mit Hilfe der Backentaschen genug eingeheimst, Schlupf- und Fallloch seines stattlichen Baues vollständig.



Fig. 30. Tanrek, *Centetes ecaudatus.* (Aus Brehm).

Die Myoxiden pflegen sich in Baumhöhlen zurückzuziehen, die sie mit Pflanzenstoffen dicht und geschlossen auspolstern, unser Eichhörnchen ähnlich. So viele Klassengenossen haben diesen Schlaf nicht nötig, sie bleiben den ganzen Winter über munter und beweglich, sie sind den Wechselverhältnissen, welche die Gegensätze des Landlebens in ihrem Wohnbezirke mit sich bringen, viel vollkommener accommodiert. Und es erscheinen jene Winterschläfer allerdings als unvollkommnere Anpassungen, sie stellen noch erst Etappen auf dem Wege zu einem echten Landleben dar, das allem Wechsel des Mediums gerecht wird, und in diesem Sinne mag man ihre abgeschlossenen Verstecke wohl mit den oben besprochenen Cysten vergleichen, wenn man noch dazu erwähnt, dass alle jene echten

Winterschläfer zu den älteren, am frühesten auf der Erde erschienenen Gruppen unter ihren Klassengenossen gehören (Cap. 24).

Möglicherweise hängt auch die Erwerbung der geschlechtlichen Fortpflanzung, welche durch ungünstige Bedingungen angeregt wird (65), mit Austrocknen und Encystierung zusammen. Und die allgemeine Verbreitung der Sexualität in der gesamten Organismenwelt würde sich daraus, dass die erste Schöpfung auf dem Lande, bez. auf der Grenze zwischen Wasser und Land statt hatte, erklären. Jedenfalls stimmt die allgemeine Erscheinung, dass der Geschlechtstrieb nach Zuständen einer kürzeren oder längeren Latenz erwacht (Schnecken, Imagines nach dem Puppenstadium, Winterschläfer, — schließlich alle der reiche Liebesfrühling nach winterlicher oder tropisch sommerlicher Ruhe) gut zu solcher Auffassung. Inwiefern während der Ruhe die Thätigkeit der weißen Blutkörperchen oder Phagocyten, die dann wahrscheinlich hauptsächlich den Haushalt besorgen, in's Spiel kommt, um aus den verschiedensten Geweben Baustoffe zur Bildung der Geschlechtsdrüsen zusammenzutragen und so zugleich die Vererbung der verschiedensten Anlagen (natürlich nicht plötzlicher Traumen) zu ermöglichen, lässt sich vor der Hand noch nicht absehen (66).

Viertes Capitel.

Die Strandfauna des Meeres.

Man kann die Meeresfauna in verschiedener Weise chorologisch gruppieren, entweder nach der Entfernung vom Boden oder nach der Entfernung von der Oberfläche, horizontal oder vertikal. Beide Einteilungen müssen notgedrungen wieder durch einander gehen. In der ersteren Hinsicht steht der litoralen und Bodenfauna die pelagische gegenüber, in der letzteren im freien Meere hauptsächlich die abyssicole oder Tiefseefauna der oberflächlich lebenden, mit jenem noch weniger bekannten Zwischengebiete des sauerstoffärmeren Wassers. Am Boden dagegen kann man zunächst die Gezeitenzone, die dem Wechsel von Ebbe und Flut ausgesetzt ist, trennen von der bis 100 Meter hinabgehenden Laminarien- und Corallinenzone, die in den Tropen so oft durch die Korallen vertreten wird, jene Zone, in die noch das Licht eindringt, und die nach unten allmählich in die abyssische übergeht. Es könnte nach diesem scheinen, als wenn die Contraste sich nach unten ausglichen und die gemeinsame Wurzel in der Tiefseefauna zu suchen sei. Die Gegensätze zwischen freiem Meer und Grund sind in der That an

der Oberfläche jedenfalls viel größer, bei den starken Verschiedenheiten des Strandes nach Temperaturen, Bodenbeschaffenheit und Wellenschlag, als in der Tiefe, wo dieselben Faktoren sich zu hohem Gleichmaß ausgeglichen haben. Seitdem man aber durch die neueren ausgedehnteren Tiefseeforschungen gefunden hat, dass die Hoffnungen, die man auf das Auffinden einer geologisch altertümlichen Fauna (Kreidefauna) in der Tiefe gesetzt hat, sich nicht oder nur sehr spärlich verwirklichen, dass die Tiefseetierwelt vielmehr eine jüngere, höchst eigenartige Anpassung an die ruhigen, dunklen und kalten Abgründe mit ihrem hohen Wasserdruck ist, in welche von den flacheren Gründen immer neue Einwanderer eindringen, muss man jene Vorstellung aufgeben. Vielmehr erscheint jetzt entweder die litorale oder die pelagische Region als der ursprüngliche Schöpfungsherd.

»Der Ursprung des Lebens ist pelagisch«, sagt Marshall (3 S. 133) und mit ihm jedenfalls zahlreiche Zoologen. Die Begründung wird in der Vorstellung gefunden, dass das Meer bereits belebt war, als es noch insellos rings die Erde umspülte. Dagegen kann man wohl Einwände erheben. Die Bildung der ersten Erstarrungskruste, als die Silicate fest wurden, liegt etwa in der Rotglut, wobei es auf 100° mehr oder weniger nicht ankommt; für den Anfang des Lebens setzt man etwa 60°, die Gerinnungstemperatur mancher Albuminate, eine Zahl, die vielleicht auf 100° erhöht werden könnte, da gewisse Algen in Quellen von 76—98° Wärme leben sollen. Es muss also wohl von der ersten Kruste bis zur Entstehung der Organismen eine ungleich längere Zeit verflossen sein, als von da an bis jetzt. Da ist es wohl nicht recht einzusehen, warum die gesamte Erhebung des Festlandes erst in dieser letzten Periode sich vollzogen haben soll; vielmehr muss wohl die Runzelung der Stereosphäre längst vor der Abkühlung bis auf 60° Inseln, vielleicht Continente geschaffen haben, so dass die theoretische Möglichkeit, das Leben von der Küste oder selbst vom Lande abzuleiten, absolut nicht ausgeschlossen ist.

Ein zweiter Punkt betrifft die Frage, wo die größere Produktion von Organismen statt hat auf der Einheit des Areals, im freien Meere oder an der Küste. Die exaktesten Beobachtungen in dieser Hinsicht sind zweifellos die der deutschen Commission in der Ostsee. Nun mag dieses Meer freilich kein besonders reiches Gebiet sein, worüber ja erst die auf den Ozean ausgedehnten Planktonuntersuchungen Aufschluss geben sollen*). Aber der Strand der Ostsee gilt sicherlich erst recht für arm. Und doch sagt Hensen im 5. Bericht der Kieler Comm. (4 S. 101): »Die Erzeugung des Meeres an der Küste muss eine sehr bedeutende sein. Man möchte zwar glauben, dass sie nicht größer sein könne als auf offener See, weil hier wie dort dieselbe Sonne scheint und sogar in den tieferen Meeren das Licht vollständiger muss absorbiert werden als an der Küste, wo der Grund immerhin noch etwas Licht an den Himmel

*) Vielleicht geben sie ihn zu Gunsten unserer nordischen Meere.

zurückstrahlt, jedoch die Thatsachen scheinen zu Gunsten der größeren Produktion an der Küste zu liegen. Nur ein Umstand spricht zu Gunsten der hohen See. Die größeren Fisch- und Cephalopodenarten finden sich ganz vorwiegend in den tieferen Meeren, und selbst wenn die Jugendformen sich an den Küsten finden, gehen doch die alten Tiere mehr in die Tiefe. Dort scheinen sich aber wieder die Tiere an den Bänken und an flacheren Stellen anzuhäufen, so dass die Sache sich einem genügenden Verständnis entzieht.

Wenn ich zuweilen bei niedrigem Wasserstand an der Küste gegraben habe, bin ich durch die unglaubliche Masse von Muscheln, Würmern und sonstigen Tieren überrascht worden, welche sich unter einer kleinen Fläche des Küstensandes verborgen halten, es muss hier eine sehr große Masse von Nahrung zur Verfügung stehen.«

Nimmt man dazu erst noch die Felsenküste mit ihrem Algenreichtum und entsprechenden Tierleben, oder die unglaubliche Belebtheit der Korallenriffe, dann dürfte sich die Wagschale noch mehr zu Gunsten der Küstenproduktion neigen. Dabei mag es zunächst gleichgiltig sein, ob man bei der Litoralzone bloß an den Ebbe- und Flutgürtel denkt, der sehr vielen Geschöpfen die Existenz erschwert, oder an die unmittelbare Schicht darunter, das Declivium, das ein ruhiges Gedeihen am besten fördert. Beide stehen in so unmittelbarer Wechselwirkung, dass eine Trennung nicht wohl am Platze ist. Unsere ganze moderne Anschauung aber basiert auf der einfachen fortlaufenden Schlussfolge vom Gegenwärtigen auf das Vergangene, und demnach wäre da, wo jetzt die größte Masse organischer Wesen produciert wird, auch ihr Anfang zu suchen, d. h. an der Küste*).

Sollte die pelagische Fauna die ursprünglichste sein, so käme eine andere Schwierigkeit der Verteilung. Auf dem Boden der Ozeane scheinen bloß die Gründe für die altertümlichere Fauna reserviert, die mitten in den großen Becken und von der Küste möglichst entfernt liegen (Moseley-Marshall). Gegen die letztere hin häuft sich allmählich die Zahl der Gattungen und Arten, so dass die Einwanderung auf dem Boden von der Küste her entgegentritt, und zwar so, dass der faunistische Abstand zwischen der tropischen Litoralzone und der abyssischen größer ist als zwischen dieser und der kalten, wegen der entsprechenden Wassertemperaturen. Nirgends aber findet man wohl die Annahme vertreten, dass die abyssicole Fauna auch nur an einer Stelle, von den in sich abgeschlossenen und phylogenetisch nicht in Betracht kommenden Radiolarien etwa abgesehen, von der pelagischen abstammte, die sich sesshaft gemacht hätte oder doch bodenbewohnend geworden wäre. Am Ufer

*) Die höchste Steigerung organischer Erzeugung würde sogar auf das Land hinweisen, zunächst in Bezug auf die Pflanzenwelt, von der sich aber in nicht weniger logischer Folgerung ergiebt, dass sie auf dem Lande, wo sie vielleicht entstand, wegen der erschwerten Bedingungen viel langsamer ihre Masse erreichen konnte, als an der Meeresküste.



soll es geschehen sein. Ja auch das Beweismittel der Larven kann man zurückweisen, als ob die freischwimmenden Jugendzustände etwa der Echinodermen mit Notwendigkeit auf freischwimmende Vorfahren deuteten. Dann müsste man das ganze System dieser Tiere folgerichtig auf solche Jugendzustände gründen, bis in die Arten hinein. Man müsste die Tiefseeformen lediglich auf weiteres Vordringen und Festsetzen pelagischer Larven zurückführen und diesen allein die Eroberung der Abgründe übertragen. Das System spricht dagegen, denn wenn man die allmähliche Umwandlung nach der Tiefe zu feststellte, so stützte sich die Untersuchung allein auf die erwachsenen Bodenformen. Es kommt hier nicht darauf an, zu untersuchen, ob etwa der Eroberungszug wirklich von den Erwachsenen ausgeführt wurde oder von den Larven, und unter den letzteren auf welcher Altersstufe, — eine Frage, die vollkommen offen gehalten werden kann*) — hier handelte es sich bloß darum, wie unsere gewöhnliche Anschauung von der Besiedelung des Meeresbodens zu Stande gekommen ist. Und die ist von Bodenformen ausgegangen, nicht von pelagischen. Dann aber erscheint es als ein wunderliches Paradoxon, anzunehmen, dass zwar die oberflächliche pelagische Fauna die ursprüngliche gewesen sei, von der aus das Ufer besiedelt worden wäre, dass aber die Bodenbesiedelung nicht von der pelagischen, sondern lediglich von der litoralen aus stattgefunden habe. Wiederum kommt man über die Schwierigkeit auf das Einfachste hinweg, wenn man die litorale Zone als den ursprünglichen Herd ansieht, von dem die Ausstrahlung nach der Tiefe, nach der hohen See und, wie wir gleich hinzufügen wollen, nach dem Lande zu vor sich ging.

Besieht man sich aber überhaupt die pelagische Tierwelt näher, was sind da die Gründe, welche die Zoologie bewogen haben, ihr das Vorrecht der Ursprünglichkeit zuzugestehen?

Um noch einmal den Bathybius zu erwähnen, er zeigt, wie sehr man sich von der Idee, die Gastrula müsse freischwimmend gewesen sein, hat leiten lassen, wenn man den Ursprung der Tierwelt in der hohen See suchte. Man hätte doch, an den Bathybius anknüpfend, notgedrungen auf den Boden als Lebensherd schließen müssen.

Die Protozoen kommen nicht sehr in Frage. Die einfachsten Sarcodinen leben sowohl im Süß- als Salzwasser, als auf dem Land. Die Heliozoen sind Süßwassertiere, ihre komplizierteren Vertreter, die Radiolarien, leben vielfach pelagisch. Die Rhizopoden unterliegen ähnlichem Wechsel, wie sich z. B. die Globigerinen als Bewohner der hohen See herausgestellt haben, während die Gromien ebenso im Süßwasser hausen. Unter den Flagellaten stellt die Charakterform der pelagischen *Noctiluca* (Cystoflagellaten) sicherlich eine eigene, aberrante Form dar. Die Infusorien sind zahlreicher im Süßen, auch sie sind phylogenetisch belanglos.

*) Nicht unwichtig ist vielleicht der Unterschied, den CHUN zwischen pelagischer und hemipelagischer Fauna macht. Die letztere, zu welcher die Echinodermenlarven gehören, ist in der Nähe des Landes am reichsten (67).



Die Coelenteraten stellen fast das größte Contingent auf der hohen See. Sie sind Hauptvertreter im Plankton, von den Schwämmen zwar nur die Larven, ebenso von den Anthozoen; dagegen zeitlebens freischwimmend die Siphonophoren und Ctenophoren. Besonders wechselnd sind die Hydromedusen, nur festsitzend zwar die Milleporen oder Hydrocorallinen, eine kleine Gruppe gegenüber jenem Heer, von dem man losgelöste Quallen neben den festsitzenden Stöcken kennt oder vermutet. Sodann die Scyphomedusen (Acraspedae), die bald mit Generationswechsel in der Jugend als Scyphistoma-Polypen festsitzen, bald sich ganz freischwimmend entwickeln, bald auch im Alter kriechend oder sesshaft am Strand leben, wie die Kriechqualle (*Clavatella*) oder die von KELLER entdeckte *Cassiopea polypoides* der Korallenriffe u. a. (68).

In manchen Fällen nimmt man an, dass zu den sesshaften Jugendformen wie bei den Hydromedusen die erwachsene Form noch nicht bekannt oder doch der Zusammenhang zwischen Hydroidpolyp und Qualle noch nicht erkannt sei, daher das System, auf die Polypen gestützt, nur als ein vorläufiger Lückenbüßer bezeichnet wird; in anderen, wie bei den Siphonophoren oder Schwimmpolypen, wurde früher die Abstammung von sesshaften Formen vermutet, während man sie jetzt von freischwimmenden Medusen ableitet. Wie dem auch sei, die Coelenteraten stellen ein sehr großes Contingent zu der pelagischen Fauna, teils als Jugendformen, teils als Erwachsene. Aber bei alledem muss doch festgehalten werden, dass kaum von einer einzigen freischwimmenden Form die Überleitung zu höheren Typen wahrscheinlich ist, und wenn sie in morphologischem Sinne so ziemlich auf der Stufe der Gastrula stehen geblieben sind, so ist doch diese Gastrula durchweg mannigfach zu Schwimmformen modificiert. Die Wurzel, welche die Zoophyten mit anderen Metazoen verbindet, ist in den Gasträaden zu suchen. Die aber sind in nicht schmarotzenden Formen nur festsitzend bekannt. Damit soll nicht gesagt sein, dass die festsitzende Lebensweise die ursprüngliche gewesen wäre, wie denn die freie Beweglichkeit gerade das älteste Erbteil der Tiere ist; aber es braucht doch daraus, dass die jugendlichen Gastrulae der Coelenteraten und diese selbst schwimmen, auch noch nicht gefolgert zu werden, dass die ursprünglichen Gasträaden frei umher geschwommen seien. Sie können sich ebensogut am Boden kriechend fortbewegt haben. Hierüber wird sich nichts ausmachen lassen. Die Coelenteraten sind eine großartige Anpassung an die pelagische Lebensweise, aber weder hat sich von ihnen aus die höhere Tierwelt im hohen Meere abgezweigt, noch sind sie notwendigerweise selbst in ihren Urformen pelagisch gewesen*).

Von den Würmern, unter denen die meisten Übergänge zu höheren Tierformen gesucht werden müssen, sind es verhältnismäßig wenige, die aufs hohe Meer gehen im erwachsenen Zustande, weder die

*) Die Ableitung der Polycladen von Ctenophoren, die LANG wollte, wird doch wieder fraglich (38).



niedrigsten, die Plathelminthen, bez. die Turbellarien, mit Ausnahme der Rhabdocoelengattung *Alaurina* (mit ihren Borstenbündeln) noch die Nematoden, noch die Gephyreen, noch die Discophoren oder Hirudineen, noch die Oligochaeten leben pelagisch, bloß eine Anzahl von Polychaeten haben das freie Meer zu gewinnen vermocht, und eine Gruppe, die Sagitten, macht einen hervorragenden Anteil des Planktons aus, aber auch von ihnen leben wenigstens manche nahe den Küsten (*Spadella*)*). Die Bryozoen und Brachiopoden können natürlich gar nicht in Frage kommen. Allerdings könnte man gerade bei diesen am ersten daran denken, dass die freischwimmenden Larven phylogenetisch zu deuten seien, ebenso wie Nemertinen, marine Turbellarien, Gephyreen und Chaetopoden mancherlei schwimmende Larvenstadien durchlaufen. Aber auch hier gilt durchweg das Princip, das natürliche System nicht nach den letzteren, sondern nach den fertigen Formen, wenn auch unter möglichster Berücksichtigung der Larven, aufzusuchen. Die Larven mögen sehr wohl verschiedene Ähnlichkeitsgrade unter einander zeigen, die dem morphologischen System nur festeren Halt geben können, im Großen und Ganzen wird das phylogenetische Moment bei ihnen kaum stärker betont werden dürfen, als das kaenogenetische, welches schon in den verschiedenen Ausprägungen der jugendlichen Zustände, zumal ihres Ectoderms, Anpassungen erblickt, in den vorliegenden Fällen an die schwimmende Lebensweise, um von der Ausnutzung größeren Areals Vorteil zu ziehen**).

Ganz genau so sind wohl die Echinodermen zu beurteilen, von denen nur eine schwimmende Ophiure, *Ophiopteron*, neuerdings aufgefunden worden ist (329). Alle übrigen sitzen fest wie viele Crinoiden, oder kriechen. Die Larven dagegen schwimmen meist (außer denen, bei welchen Brutpflege statthat). Ihre mannigfachen Wimperschnüre geben ihnen ein bilaterales Gepräge. Aber auch, wenn man von diesen sehr wechselnden Ectodermbildungen absieht, bleibt eine bilaterale Larve, die Dipleurula, übrig. Und was Semon (69) jüngst betonte, diese Larve weist, wie bei anderen Enterocoeliern, deren Leibeshöhle dem Entoderm entstammt, darauf hin, dass sie von turbellarienähnlichen Formen ursprünglich abgestammt sein möchte; d. h. trotzdem die Larven pelagisch leben, hausten die Vorfahren am Boden, wenn man wenigstens nicht durch eine abermalige Hypothese auch die Strudelwürmer ursprünglich

*) Dabei mag jetzt bereits darauf hingewiesen werden, ob es nicht möglich sein wird, die Wurzel dieser merkwürdig isolierten Gruppe bei Tieren zu suchen, die einst auf dem Lande lebten, jetzt aber untergegangen sind. Wenigstens haben die Sagitten zwei Merkmale an sich, welche am besten auf diese Weise ihre Erklärung finden würden, die direkte Entwicklung und die quergestreifte Muskulatur (38), Dinge, auf die wir zurückkommen werden.

**) Besonders lehrreich sind in dieser Hinsicht Fälle, wo, meist infolge von Brutpflege, eine sogenannte abgekürzte Entwicklung statthat, ohne Larvenorgane. In keinem Falle würde die Zoologie die systematische Stellung hier nach der Ontogenie abschätzen.

ins hohe Meer verweisen will, wofür bis jetzt kein Grund vorliegt; man müsste denn die Ctenophorenverwandtschaft der Polycladen in den Vordergrund stellen wollen, woraus immer noch nicht folgen würde, dass die schwimmenden Rippenquallen die ursprünglichen waren.

Unter den Mollusken sind die höchsten und größten pelagisch, die großen Tintenfische. Nichtsdestoweniger kann man getrost den Entstehungsherd an den Strand verlegen. Gerade bei einer pelagischen Gattung, *Loligo*, ist nicht lange erst ein Rest unmittelbar hinter dem Trichter gefunden worden (Verrill's Organ), welcher für die Morphologie eben des Trichters lehrreichen Aufschluss giebt (70). Der Trichter ist aus den verwachsenen, bei *Nautilus* nur zusammengelegten Epipodien entstanden, und das Verrill'sche Organ stellt die verkümmerte Kriechsohle der Schnecken dar. Diese sind selbstverständlich auf festen Boden angewiesen. Was man von Prosobranchiern schwimmend kennt, hat sich, früher als besondere pelagische Art gedeutet (*Macgillivrayia* u. a.), jetzt als Larve von Strandformen herausgestellt (54). *Janthina*, die an ihrem Floss das hohe Meer befährt, kann nicht die Regel umstoßen. Die wenigen Hinterkiemer des hohen Meeres (die Sargassofauna ist selbstverständlich hier, wie bei anderen Tiergruppen, auszuschließen) stehen als Sonderanpassungen und Ausnahmen da (*Tethys*, *Glaucus* u. a.). Die Schwimmversuche der Aplysien sind, wie die von *Gastropteron*, nicht hinreichend für das Befahren der hohen See. Gerade aber für die specifisch pelagischen Gruppen, die Heteropoden und Pteropoden, ist eben jetzt die Auffassung in den Vordergrund getreten, die sie als verhältnismäßig recente Anpassungen an den freien Ozean betrachtet (71. 72), die Heteropoden galten schon immer für eine aberrante Prosobranchiergruppe, die Flossenfüßer sind, in zwei getrennten Zügen, von den uferbewohnenden Hinterkiemern nach der hohen See gegangen (Gymnosomen und Thecosomen).

Die Kruster sind wohl ähnlich aufzufassen. Von den höheren Formen leben nur vereinzelte, *Leucifer*, die Mysiden (die Hyperiden in Quallen den Sommer über), *Phronium* u. a. pelagisch; die Copepoden, Ostracoden und Cladoceren fallen trotz ihrer Masse nicht ins Gewicht, da sie ebenso im Süßwasser vorkommen. Im Übrigen sind es meist Larven, die ins hohe Meer gehen, hier allerdings, der scharfen Gliederung des Leibes entsprechend, meist von phylogenetischer Bedeutung (s. Cap. 17).

Von den Chordaten braucht kaum geredet zu werden. *Pyrosoma* und die Salpen sind gewiss nicht die ursprünglichsten Tunicaten, höchstens die Appendicularien können für pelagische Vorfahren gelten. Aber die Manteltiere sind selbst nur ein abgelenkter Zweig der Vertebraten, und über diese muss später gehandelt werden; hier sei nur darauf hingewiesen, dass unter den Fischen weder die Acranier, *Amphioxus*, noch die Cyclostomen oder Petromyzonten noch die Ganoiden aufs hohe Meer normaliter sich hinauswagen. Weiteres entzieht sich hier noch der Beurteilung.

Wenn die Anschauungen, die im Vorstehenden dargelegt wurden, auch nur einigermaßen richtig sind, dann bleibt in der That kaum ein Grund, die erste Entfaltung (nicht Schöpfung) des tierischen Lebens im hohen Meere zu suchen. So wenig als man die Tanne von beweglichen Formen ableitet, weil ihre geflügelten Samen vom Winde verstreut werden, oder wie man, um latente Zustände bei Seite zu lassen, schwimmenden Pflanzen, wie *Lemna* und die Marsilien, deshalb nicht schwimmende Vorfahren vindiciert, weil sie selbst zeitlebens schwimmen, so wenig dürfte man ein Recht haben, über die Tierwelt anders zu urteilen und Bodenbewohner oder schwimmende Formen von schwimmenden ursprünglich abstammen zu lassen, weil sie schwimmen oder schwimmende Larven haben. Warum haben sich einfache Gastrulazustände, die doch temporär schwimmend gut gedeihen, nicht dauernd schwimmend erhalten? Wenn Globigerinen und Radiolarien ohne Flossenentwickelung pelagisch aushalten können, warum nicht auch die ursprünglichsten Metazoen? Wie kommt es, dass umgekehrt am Strande die einfachsten Würmer, etwa die Acoelen, ihre einfachen Formen gewahrt haben! Erheischte vielleicht das Leben an der Küste weniger ectodermale Anpassungen? Die ganze Strandfauna spricht wohl dagegen. Das naturgemäßeste dürfte es sein, in dieser Strandfauna die Wurzeln zu suchen teils für das pelagische, teils für das Leben der Tiefsee, und teils, worauf es hier ankommt, für die Landtiere.

Für den Ursprung der letzteren ist jene Tierwelt besonders maßgebend, die regelrecht zu Zeiten außer dem Wasser lebt, die, um mit Ratzel (73) zu reden, mit einem Bein im Wasser, mit dem anderen auf dem Lande steht, kurz die in der Gezeitenzone lebt.

In der Strandzone kommen die drei Gönner des Lebens zusammen, Wasser, Luft und das Feste mit seiner Nahrungsfülle. Freilich müssen schon zwei dieser Faktoren günstig einwirken, die pelagische Tierwelt profitiert wenigstens z. gr. Teil von der stärkeren Berührung mit der Luft, ja es giebt eine Anzahl von Beispielen, wo die Luft geradezu vom Tiere verwandt wird, nicht die gelöste, sondern die freie. Die fliegenden Fische, *Exocoetus* und *Dactylopterus* und ihre Verfolger, wie der Bonite und die Goldmakrele, sind früher schon genannt. Der Ölfisch vom Baikalsee, *Comephorus* s. *Callionymus baicalensis*, springt beträchtlich aus dem Wasser, den Flugfischen ähnlich. Die Rinkfische, *Trichiurus*, einer Gattung angehörig, die das tiefere Wasser bevorzugt, schwimmen mit dem Kopfe über Wasser, und der Degenfisch, *Tr. lepturus*, springt hoch heraus. Von den Pfeilhechten, *Sphyraena vulgaris*, gilt Ähnliches. *Temnodon saltator*, der nützliche amerikanische Blaufisch oder Springer, hat seinen Namen von der Lust, sich aus dem Wasser zu schnellen. Zweifellos lassen sich viele Arten hier aufzählen. Man muss das Meer gesehen haben, wenn es von Fischen tanzt. An den Azoren sah ich die Erscheinung zweimal, einmal bei S. Miguel, das andere Mal in der Nähe von Pico; hunderte und aber hunderte größerer Fische kamen in kleinen Trupps im Gänsemarsch in paralleler Richtung auf uns zu,

teilten sich in zwei große Züge, die zu beiden Seiten des mit der Breitseite vor ihnen liegenden Schiffes vorbei sprangen, mit jedem Schlage des Schwanzes einen Satz aus dem Wasser machend. Die Art war leider nicht festzustellen.

In allen diesen Fällen ist es wohl entweder Flucht oder Verfolgung oder reines Behagen, was die Tiere in das fremde Medium hinaustreibt. Eine Schutzanwendung machen bekanntlich manche Plectognathen, wenn sie, den Verfolgern zu entgehen, mit Hilfe der großen Schwimmblase schnell an die Oberfläche steigen, Luft in ihre kropfartige Schlunderweiterung aufnehmen (zur Regelung der Schwere mit Wasser vermischt), durch die kräftige Muskulatur des Schlundes ein Entweichen verhindern, und so, zu einem Ball aufgeblasen, die Hautstacheln abgespreizt, den Bauch nach oben gekehrt, die großen Augen nach unten, bewegungslos an der Oberfläche treiben, der Igelfisch, *Diodon hystrix* von Westindien, die Kröpfer, *Tetrodon*, im roten Meere, *T. physa*, der Fahak, weit den Nil herauf und nach den Überschwemmungen ein willkommener Spielball der Jugend.

Eine besondere Beziehung zur Luft haben die Siphonophoren eingeschlagen. Das Pneumatophor erinnert bei vielen an die Schwimmblase der Fische, indem es als hydrostatischer Apparat dient. »Viele können die Luft aus diesen Behältern auspressen (dann sinken sie im Wasser), und nachher wieder neu bilden (dann steigen sie in die Höhe)« (30). Ob aber die großen Luftkammern der Physalien, die über die Oberfläche hervorragen, nicht eine Beziehung zur Atmung haben, ist wohl unsicher. Von den Velellen, deren hervorstehender Kamm von verzweigten Luftgängen durchsetzt ist, wird es angenommen (74). — Als Hydrostat sollen die Luftkammern des *Nautilus* wirken, und von den Ammoniten wird ähnliches anzunehmen sein. — Andere Mollusken zeigen andere, wiewohl verwandte Verhältnisse. Ohne selbst Schwimmer zu sein, baut sich *Janthina* ihr Floss mit dem Schleim des Fußes, der, von der gebogenen Vorderfläche gerundet, Luftblasen einschließt; freilich ist meist eine Brutpflege damit verbunden, da des Flosses Unterseite die Eikapseln aufnimmt, aber doch bei weitem nicht immer*). Die kleine *Litiopa* hat die Beziehung zur Luft von der Küste mitgenommen; jetzt dient sie ihr als eine Anpassung an das Leben im Sargassomeer. Vom Tang losgerissen, bildet sie eine ähnliche Schleimluftblase (wobei die Luft aus der Atemhöhle kommt), und daran einen bis meterlangen Schleimfaden, an dem sie sich hält, bis der Schwimmer eine neue Tangstütze findet.



Fig. 31. *Litiopa melanostoma*. (Nach Fischer.)

---

*) Man könnte eine Parallele aus dem Süßwasser hier anführen, die jetzt als Zierfische so beliebten Macropoden, welche aus Luftblasen in schaumigem Schleim das Nest für den Laich bilden.

Temporär sind die Beziehungen, die ein großer Teil der Tiefseefauna zu der luft- und lichtreicheren Oberfläche unterhält. Zu den weniger häufigen Fällen gehört es wohl, wenn das alte Tier oben lebt und das junge unten, wie beim *Mustelus laevis*, dessen Junge im November in die Tiefe gehen, um im Mai wieder emporzukommen, oder wie junge Pyrosomen und Schwimmpolypen in der Tiefe sich halten nach Chun. Die Larven der Echinodermen und die Eier zahlreicher Fische der Tiefsee wandern umgekehrt an die Oberfläche, um später wieder unterzutauchen. Doch führen diese Fälle so wie die periodischen Wanderungen vieler pelagischen Tiere von oben nach unten und in umgekehrter Richtung schon etwas vom Wege ab, da sie nicht auf den unmittelbaren Genuss der Atmosphäre hinauslaufen.

Ungleich wichtiger für uns, ungleich reicher, sind die Verhältnisse der **Strandzone,** zumal im **Bereiche der Brandung.** Hier wird durch viele Einflüsse zunächst ein großer Wechsel veranlasst. Die Temperaturen machen sich, nach Breitengraden und Jahreszeiten, nirgends im Meere ähnlich bemerklich; Felsengrund und Sandstrand geben die verschiedensten Lebensbedingungen, am meisten aber wirkt beinahe die geschlossene oder offene Lage des Meeres ein, insofern sie eine andere Höhe der Flut setzt. *Ophidiaster ophidianus* z. B. wird im Mittelmeer in der nicht unbeträchtlichen Tiefe von 5 bis 10 Faden angegeben (35), auf den Azoren erbeuteten wir ihn (die Art allerdings nicht ganz sicher bestimmt) zur Zeit tiefster Ebbe noch außerhalb des Wassers; das zeigt, wie Tiere, die für gewöhnlich streng an das Wasser gebunden sind, gelegentlich an anderen Orten der Luft ausgesetzt werden und sie sehr wohl ertragen. Die Litorinen andererseits halten sich an Felsen, die für gewöhnlich nur einen Hauch Salzluft von der brüllenden Brandung bekommen, zu anderen Zeiten wenigstens Spritzschaum. Das giebt eine große Menge von Übergängen, die ebenso viele Stufen der Luftgewöhnung darstellen. Andere freilich, und jedenfalls die wichtigeren, werden durch das Verhalten der Tiere gesetzt, je nachdem sie sich dem veränderten Medium aussetzen oder sich abschließen. Wo die Brandung gegen den Felsenstrand braust, können sich zumeist nur Tiere halten, die mehr oder weniger sesshaft sind, Tiere, die sich zu gleicher Zeit absperren; ganz besonders charakteristisch die Bryozoen und die Balanen (73), von denen namentlich die letzteren in der stärksten Wellenschlaglinie über und über die Felsen überziehen und die Farbe des Ufers bedingen, z. B. *Balanus tintinnabulum* als gelbbrauner Saum auf schwärzlicher Azorenlava; beide Tiergruppen gegen die Trocknis Tentakelkranz oder Strudelbeine in die verschließbare feste Körperhülle bergend. An norwegischer Küste bildet ähnlich *Mytilus edulis* ein 1 bis 2 Fuß breites schwarzes Band über dem Wasser während der Ebbe. Die Korallen der Tropen zeigen zwar das weiße Riff noch viel großartiger vorragen, aber nur abgestorben, da die Tiere Luft und Sonne durchaus nicht vertragen; dagegen bildet der Besatz der stelzenartigen

Mangroveluftwurzeln mit Baumaustern (63. 75) einen ähnlich monotonen Zug am tropischen Flachstrand, zusammen mit Potamidesarten. Und nun finden wir mit und zwischen diesen festgehefteten eine reiche Masse großenteils unscheinbarer, aber sehr verschiedener Geschöpfe. Am Felsenstrand festgeheftet so manche Coelenteraten; die Actinien*) selbst, so weich sie sind, hängen zur Ebbezeit, das Licht scheuend, unter den Felsen, wo die rote *Actinia equina* hervorleuchtet; etwas tiefer haust *Ammonia sulcata*, die in Südfrankreich als ortique auf den Tisch kommt, auch manche Schwämme, Monactinelliden oder Halichondrien, scheuen gelegentliche Berührung mit der Luft nicht zur Zeit tiefer Ebbe; die Renieren, die uns später wieder beschäftigen werden, *Suberites*, der sich so gern auf den Schneckenhäusern mit Paguriden ansiedelt, sie lösend aufzehrt und schließlich des Krebses Haus bildet. Den Bryozoen ähnlich, mit ihnen vergesellschaftet, sind viele Rasen von Hydroiden häufig wie jene durch eine Chitinhülle geschützt, um die zarten Tentakel zu bergen; die Sertularien, Campanularien, Tubularien, die zierlichen Plumularien *Aglaophenia* und *Plumularia*, *Syncoryne Sarsii*, *Podocoryne*, *Coryne*, *Hydractinia echinata*, so freudig gedeihend auf Schneckenhäusern, die einen *Pagurus* beherbergen und von diesem oft genug über den trockengelegten Strand geschleppt werden, *Dysmorphosa* auf *Nassa reticulata*, *Clava* auf *Mytilus*. Von den Hydrocorallinen hält sich *Distichopora violacea* hauptsächlich am oberen Rande des Abhanges der Korallenriffe im indischen Ozean und in der Südsee. Die kleine Kriechqualle *Eleutheria dichotoma* (*Clavatella*) kriecht in der Küstenzone umher. Sonst haben sich von Scyphomedusen *Lucernaria* und





Fig. 32. Baumauster. (Nach GRABER.)



Fig. 33. *Cerithidea obtusa* Lam. durch Schleimfäden befestigt. (Aus FISCHER.)

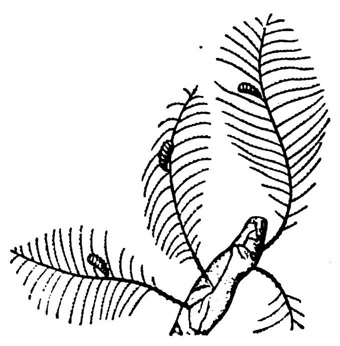


Fig. 34. *Aglaophenia pluma.* (Aus LEUNIS-LUDWIG.)

*) Freilich giebt es auch schwimmende Actinien, wie die von der Challengerexpedition erbeutete *Thaumactis medusoides.*

Cassiopea festgesetzt. Sie alle müssen zeitweise die Berührung mit der Luft ertragen.

Ein paar mal im Jahre zieht sich an der französischen Nordküste

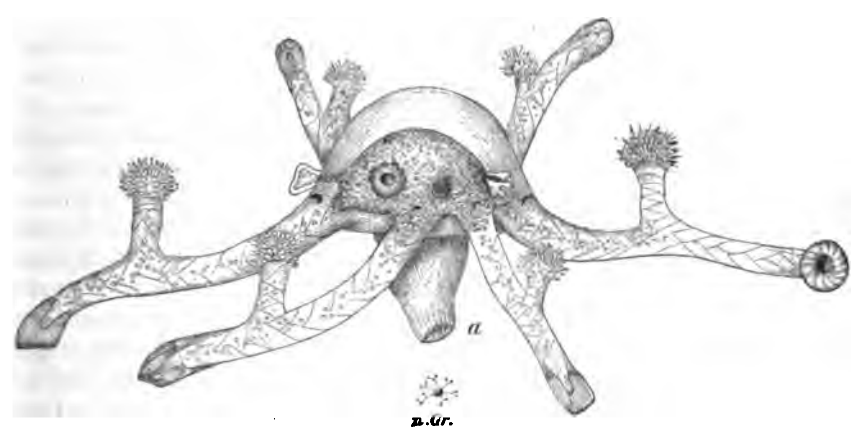


Fig. 35. *Eleutheria dichotoma*, Kriechqualle. (Nach BREHM.)

das Meer so weit zurück, dass Ascidien, Kalkschwämme, Planarien, Synapten, Lucernarien, zahlreiche nackte und beschalte Mollusken, selbst *Comatula* trockenen Fußes erbeutet werden können (LUCAZE-DUTHIERS

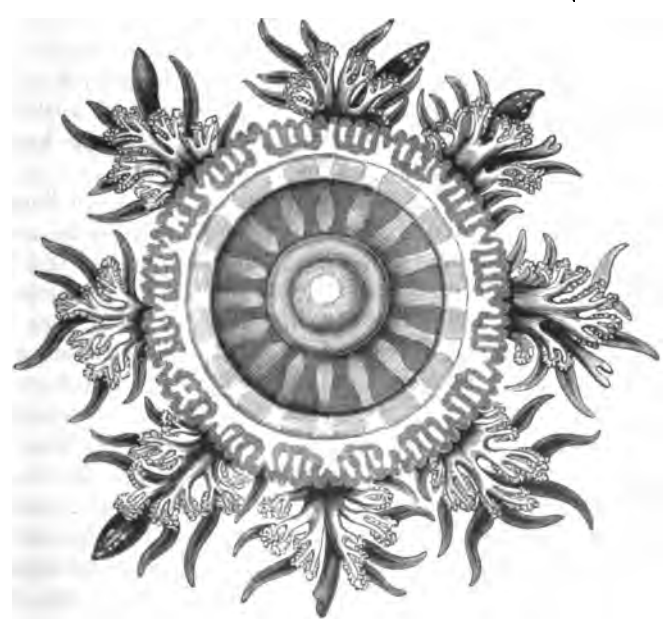


Fig. 36. Riffmeduse, *Cassiopea polypoides*, von der Unterseite. (Nach C. KELLER.)

nach O. SCHMIDT-BREHM). Von Ascidien sind es sonst nur kümmerliche Formen, die den regelrechten Wechsel aushalten gelernt haben, da das

Gros zwar die Litoralzone, aber nicht den obersten Wasserspiegel bevorzugt.

Von den reizbaren Holothurien sind es wohl nur noch wenige, die, im Sand und Schlamm geborgen, die Luft nicht scheuen, wie *Holothuria tubulosa* im Mittelmeere von 0—20 Faden. Von Seesternen lassen sich manche am Ebbestrande auflesen, *Asterias glacialis*, *rubens*, *tenuispina*, *Solaster endeca*, *Crossaster papposus*, *Asterina gibbosa*, von Ophiuren am häufigsten wohl *Amphiura squamata* und Ophiactisarten, die meisten leben sogar in der Litoralzone, Echiniden sind geradezu oft der Brandung angepasst, namentlich die bohrenden Seeigel (76). An Frankreichs Westküste ist zwar beobachtet, dass sie ihre halbkugeligen Löcher bei tiefem Wasserstand verlassen; an den Azoren leben sie dagegen, vielleicht unter noch gleichmäßigeren ozeanischen Bedingungen, zur Zeit tiefer Ebbe beinahe amphibisch. Weithin in der Balanenzone sitzen *Arbacia pustulosa*, *Sphaerechinus granularis* und *Toxopneustes lividus* dicht gedrängt in ihren Nestern, hier vor dem Herausreißen durch die stürmische Brandungswelle wohl geschützt. Manche halten mit Hilfe der oberen Ambulacralfüßchen eine leere Patelle über sich, teils wohl als Schutzdach, teils wohl um als Nahrung darunter abzufangen, was die Welle heranspült. Es war nicht zu merken, dass sie bei tiefer Ebbe ihre Schlupfwinkel verließen, wie denn auch eine Reise über die zerklüftete und gefurchte Lava nur langsam und beschwerlich hätte von statten gehen können.

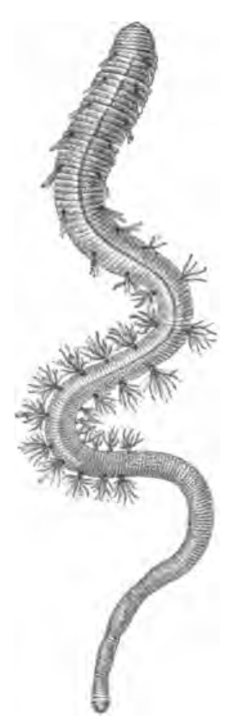


Fig. 37. *Arenicola marina.*

Von den Würmern ist es ein Heer, das am besten in der Ebbe gesammelt wird, am Felsengestade sowohl wie im Sandgrund. Die Hermellen in ihren Sandröhren, ähnlich *Spio*, *Magelona*, *Valencinia Armandi*, *Glycera*, *Aricia*, *Lanice conchilega* (77), oder die Arenicolen, die in Masse von Fischern herausgeschaufelt werden*). Capitellen und *Polygordius*, die wichtigen Urformen, bewohnen den flachen Strand (78). Freilich, wird man einwenden, ist der Sand, in den die Tiere sich zurückziehen, nass, zum mindesten feucht, und von einer amphibischen Lebensweise kann nicht die Rede sein. Leben unsere Regenwürmer etwa anders? Und die rechnet man noch stets zu den Landtieren (*Lumbricus* »*terrestris*«). Am Felsenstrande braucht man nur einen Stein aufzuheben oder die Rasen der Bryozoen und Hydroiden

*) Betr. der »Sandwürmer« könnte man fragen, ob sie bloß an den Continentalküsten hausen. Die wenigen Sandstellen des Azorenstrandes (S. Miguel) schaufelte ich vergebens bis in größere Tiefen; hier hauste weder Muschel noch Wurm, nur ein paar kleine Kruster; zum Angeln wurden auch durchweg Nereiden benutzt.

abzureißen, um reiche Ernte zu halten an Nereiden namentlich; der Hammer leistet gute Dienste, um die Schlupfwinkel vieler Polychaeten wie Gephyreen bloßzulegen; *Bonellia* und *Phascolosoma* werden nur so erbeutet, während *Echiurus* und *Sipunculus* im Sand sich bergen. *Phascolion* verkriecht sich in Dentalien- und Litorinenschalen und übersteht so die Wasserlosigkeit. Aber selbst von den pelagischen Chaetognathen liebt *Spadella Claparedi* den Aufenthalt zwischen den Algen der Küste, wie sich viele Serpuliden bald am Felsen, bald an den sie überziehenden Organismen ansiedeln, z. B. *Spirorbis nautiloides* an den Tangen. Ganz charakteristische Gestalten der Litoralzone, wenn auch meist der etwas tieferen, doch auch der durchlüfteten, sind die langen, zwischen dem mannigfachen Gewirr sich schlängelnden Nemertinen.

Die interessanten Balanoglossen halten sich bald in Sand, bald zwischen den Pflanzen in geringen Tiefen von 1 bis 4 Meter; ob sie auch die Luftberührung überstehen?

Die Rhabdocoelide *Monotus fuscus* sucht den Mantelsaum von *Balanus*, *Chiton* und *Patella* auf, um innerhalb desselben Schutz vor Vertrocknung bei zurückweichender Ebbe zu finden, und verlässt ihn wieder während der Flut (45). (Auf die nicht fehlenden Nematoden kommen wir bei anderer Gelegenheit.)

Für die Weichtiere ist der Aufenthalt in der Litoralzone geradezu typisch, so viele sich auch von ihr losgemacht haben. Es fragt sich nur, wie viele geradezu dem obersten Saum der Gezeitenlinie angehören, wie viele besser darunter gedeihen in der Laminarienzone.

Fischer stellt in seinem Manuel (54) von der französischen Küste verschiedene Regionen innerhalb der Litoralzone auf, so dass scharfe Unterschiede nach localen Verhältnissen herauskommen. Bei Trouville in der Normandie sitzt *Litorina rudis* 2 Meter über den anderen Tieren und wird nur bei Hochfluten befeuchtet, die zweite Region bildet *Balanus balanoides* mit einzelnen *Patella vulgata* (s. Fig. 38), die dritte dieselbe Napfschnecke mit *Litorina litorea* oben und *Lit. obtusata* darunter, die vierte *Mytilus edulis* mit *Purpura lapillus*, die fünfte endlich die Halichondrien. Bei Biarriz sind es vier Regionen, *Litorina neritoides*, — *Balanus bal.* mit *Patella lusitanica*, *Patella vulgata* mit *Mytilus minimus*, *Pat. tarentina* und *Echinus lividus*. Rogan in der Charente-Inférieure weicht wiederum ab, die subterrestre Region hat oben *Lit. neritoides*, unten *L. rudis* inne, dann folgen *Balanus bal.*, *Patella vulgata* mit *Mytilus edulis* und *Ostrea angulata*, Fucus mit Hermellen, *Pholas candida* und *dactylus* etc.

L. v. Schrenck beschreibt ähnliches vom Amurlande. In der Bai de Castries beträgt die Litoralregion, zwischen höchster Flut und tiefster Ebbe, wenig über 2 m, »und dennoch lassen sich mehrere Streifen von malacozoologisch verschiedenem Charakter unterscheiden, zu oberst *Balanus* und *Litorina* an Felsen, *Mytilus*, wo das Ufer von Geröllе gebildet wird, zu unterst gesellt sich noch *Purpura Freycineti* zahlreich hinzu. Die untergetauchte Region unterscheidet sich so

scharf, dass gleich unterhalb der Ebbenmarke keine einzige der eben genannten Arten mehr gefunden wurde«.

Alle diese Zonen gelten für den Felsenstrand. Der Hauptcharakter der genannten Mollusken liegt in ihrer Langsamkeit, sie sind mehr weniger festgesaugt gegen die Brandung. Bei den Patellen ist das Ansaugen so fest, dass sie oft zerreißen, wenn man sie abzulösen versucht. Bei manchen ist es fraglich, ob sie sich, nachdem sie in der Jugend sich einen Standort erwählt, überhaupt je wieder vom Platze rühren, für *P. aspera* von den Azoren glaubte ich es leugnen zu sollen (14). Ähnlich fest saugen sich manche Chitonarten an (*Ch. marginatus* und *fascicularis* von den europäischen Küsten) und rollen sich, losgerissen, kugelig zusammen, durch die Rückenplatten geschützt. Manche vertragen das Leben außerhalb des Wassers längere Zeit ohne allen Schaden. Die Rissoen halten sich mehr an den Tangen, an denen sie sich durch Schleimfäden festspinnen. Nackte Hinterkiemer sind selbstverständlich wenig geeignet, außerhalb des Wassers zu hausen, doch wird von *Pontolimax capitatus* angegeben, dass er wenigstens im Aquarium über die Oberfläche herauskriecht (79). Von Vorderkiemern lassen sich noch manche anschließen, von den europäischen Küsten *Murex erinaceus*, *Haliotis tuberculata*, die winzige *Skenea planorbis*, *Fissurella reticulata*, die kleinen Assimineen. In den Tropen verbergen sich Cypraeen und Conus unter Korallenblöcken. Aber auch Lungenschnecken gehören hierher und zwar unerwartet viele; von nackten die berühmte *Onchidien* der Korallenriffe, von beschalten viele Auriculaceen, mit normalen Spiralschalen *Auricula* vom Indischen Ozean, und die kleinen als *Alexia* abgetrennten Formen unserer Meere, *Pedipes* von Westafrika bis zu den Azoren, *Melampus* von den Küsten des großen Ozeans, mit napfförmiger Schale die

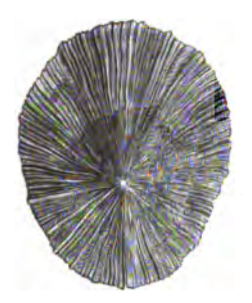
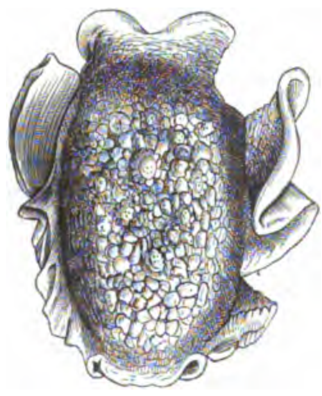

Fig. 38. *Patella vulgata*, Schale. (Nach v. MARTENS.)


Fig. 39. Querschnitt einer angesaugten *Patella*, oben die Napfschnecke, unten der Fels, dazwischen Corallinen. (Original.)


Fig. 40. *Chiton* (von der Seite). (Aus v. MARTENS.)


Fig. 41. *Onchidium tonganum*. (Nach SEMPER.)

Otinaarten. Endlich jene wunderlichen Pulmonaten, die geradezu als Thalassophile zusammengefasst werden, lediglich mit einer Lunge atmend die napfschaligen Siphonarien, mit Lunge und Kieme die Gadinien ebenfalls patellenartig und die Amphiboliden mit gewundenem Gehäuse und Deckel.

Manche von diesen, wie *Melampus*, bevorzugen den Sandstrand. Dieser ist kaum weniger reich an Weichtieren, die in der Flutzone leben. Einmal sind es viele Muscheln, die sich allerdings dadurch schützen, dass sie im Sande sich eingraben, *Solen*, *Mya arenaria*, *Donax* und Tapesarten, auch *Venus mercenaria*, *Mactra* und *Modiola*, wie uns Leidy kürzlich in einer hübschen Schilderung des Strandes von Beach Haven zusammengestellt hat (80). Auch *Cardium edule* liegt bei tiefer Ebbe frei. Ihnen folgen Schnecken, welche die Schalen anbohren, *Natica heros* und die Murieiden *Urosalpinx*, *Eupleura* u. a. Auch *Crepidula* gesellt sich dazu. Als eine Charakterform mag *Nassa reticulata* gelten, die jüngst im Humboldt als ein »Reiniger der Meeresküsten« geschildert wurde (81), in kleinen Lachen, die zurückbleiben, natürlich auch ohne dies im Sande. »Sie findet sich an geeigneten Stellen zu Hunderten und Tausenden, die dem Auge freilich so lange verborgen bleiben, bis sie in Aktion treten, da sie im Boden sich versteckt halten. Man darf diesen Tieren nur eine geeignete Beute zuwerfen, um sie hervorzulocken: da und dort beginnt der Sand sich zu erheben, kleine schwarze Körper, die Köpfe, tauchen auf und bald erscheinen die gewundenen Schalen. Mit ihrem langen Sipho, der Atemröhre, suchen sie sich durch Umhertasten zu orientieren, und bald haben sie die Beute gefunden, um sie, selbst wenn es sich um einen hartschaligen Krebs handelt, in kurzer Zeit zu verzehren. Dies ist ihnen mit Hilfe des fast Körperlänge erreichenden Rüssels möglich, der vorn die Mundöffnung mit den Kauwerkzeugen trägt und in den Körper der Beute, wo sich nur eine geeignete Stelle findet, eingeführt wird. Ist die Mahlzeit beendet, so wird der Rüssel in den engen Körper und letzterer in die Schale zurückgezogen; das Tier sinkt in den Sand, um geschützt auf die nächste Beute zu warten.« *Nassa neritea* mit flachgedrückter Schale hat einen anderen Versteck in gleicher Zone, zwischen Steinritzen, sie lebt z. B. an den steinernen vom Meerwasser bespülten Treppen in den Kanälen von Venedig (63). Im Sande der Tropenküste machen sich *Cerithium*, *Terebra*, *Natica*, *Pyramidella* lange Gänge, um darin die Ebbezeit zu überstehen. Selbst die ganz jungen Austern, deren Schalen noch zart und durchlässig genug sein mögen, sitzen auf dem Sandgrund von Buzzard Bay in der Brandung so flach, dass sie täglich bis zu vier Stunden Licht, Luft und Sonne völlig ausgesetzt sind; und was die Hauptsache ist, sie gedeihen nach Jackson's Darstellung genau so rapid, wie die, welche unausgesetzt unter Wasser verweilen (82).

Auch die Scaphopoden sind zu erwähnen. *Dentalium* verbringt die Zeit der Ebbe im Sande verkrochen, kommt aber heraus, wenn die Flut anrückt. Wer mutig diese etwas gefährliche Zeit ausnutzt, kann sie leicht erbeuten.

Freilich alle diese Tiere verhalten sich sehr verschieden; die Onchidien kriechen als Lungenschnecken frei umher, die meisten schützen sich durch Schalenverschluss; doch von *Litorina litorea*, die sich gewöhnlich durch einen Schleimrand festheftet, ist sicher, dass sie auch außerhalb des Wassers ihren Fuß herausstreckt.

Kaum weniger reich, als die vielseitige, wiewohl träge Gesellschaft der Mollusken, verhalten sich die Krebse, die vielgestaltigen, in der Flutzone. Immerhin ist es ein größerer Procentsatz, der durch Schmarotzertum und pelagische Lebensweise vom Ufer sich entfernt, von den Süßwassertieren natürlich abgesehen. Die Balanen wurden mehrfach erwähnt, *Bal. improvisus* und *crenatus* sind an den deutschen Küsten häufig. Der Balanenzone gehören ebenso andere Cirripedier an, Arten von *Lepas* und *Pollicipes*. Die laemodipoden Caprellen mögen oft genug mit den Hydroid- und Algenrasen, zwischen denen sie umherturnen, freigelegt werden. Namentlich aber sind es eine Anzahl Amphipoden die geradezu den subterrestrischen Strand bevorzugen, die Sandhüpfer, oder Sandflöhe. *Corophium* macht sich Gänge im Bereiche der Ebbe an

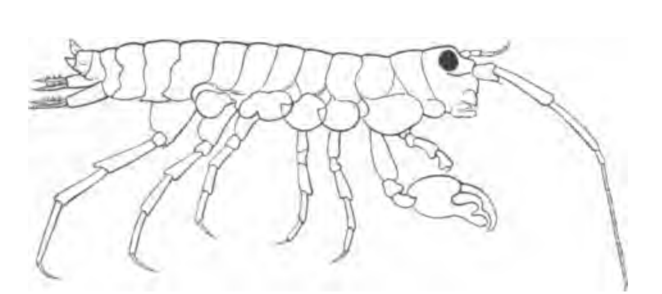


Fig. 42. Strandhüpfer, *Orchestia*. (Nach Fritz Müller.)

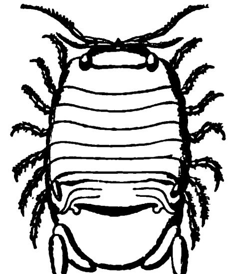


Fig. 43. *Sphaeroma serratum*, Kugelassel. $^{3}/_{1}$. (Aus Leunis-Ludwig.)

der Nord- und Ostseeküste, Orchestien, *Thalitrus*, *Thalorchestia* leben unter totem Seegras, unter Steinen, oft ziemlich entfernt vom Wasserspiegel, und springen, wie der deutsche Name sagt, lebhaft ihren Verstecken zu. Wir werden diesen vielseitigen Gesellen noch öfter wieder begegnen. Eine ähnliche Lebensweise führt unter den Isopoden *Jaera*, wie überhaupt die Asseln durch ihr amphibisches Verhalten an der Küste auffallen. *Sphaeroma* versteckt sich ebenso unter Steinen, als sie in leeren Balanenschalen einen ihrer Körperform angemessenen Aufenthalt findet. Die geschwinden Ligien huschen behend an den Felsen und über dem Wasser. Wohl an allen Küsten tauchen derartige Gestalten auf. Unter den Macruren ist *Hippa*, z. B. *H. talpoides*, so recht geeignet, sich in den Sand einzuscharren oder sich von der Brandungswelle wie ein Tönnchen unbeschadet hin- und herrollen zu lassen, nachdem alle Anhänge unter dem Panzer geborgen sind. Ähnlich leben *Gebia*, *Thalassina*, *Callianassa*, *Galathea*. Die Paguren aber sind als possierliche Gesellen bekannt genug, wenn sie mit ihrem Schnecken-

hause, in dem man den langsamsten Einwohner vermutet, plötzlich über den Strand eilen. Je weiter nach dem Gleicher zu, um so mehr entfernen sie sich von der Küste, und BROCK erzählt von Java (83), wie Paguren, die gewöhnlich sich nicht Seeschnecken-, sondern Bulimusgehäuse aneigneten, sich seiner zerbrochenen und weggeworfenen Reagensgläser bemächtigten, um ihren gebogenen Hinterleib in gestreckter Lage hineinzuzwängen, so auf dem Lande dieselbe Geschmeidigkeit bekundend, als in der Tiefe der See jener *Xylopagurus* von den Antillen, der sich an Bambusstücke angepasst hat, deren hintere Öffnung er sogar mit dem zu einer mit Granulationen bedeckten Platte umgewandelten Hinterleibsende verschließt, eine bewundernswerte Vielseitigkeit (3). Und nun gar die Brachyuren, jene begabtesten unter den Krustern. Wer kennt nicht die geschickten Manöver der Taschenkrebse, mit denen sie auf dem frei gelegten Strande ihre Beute überlisten, bald sich mit Geschwindigkeit in den Sand schaufelnd, bald plötzlich unter die Scharen der zurückgelassenen und dem Wasser nacheilenden Geschöpfe stürzend,

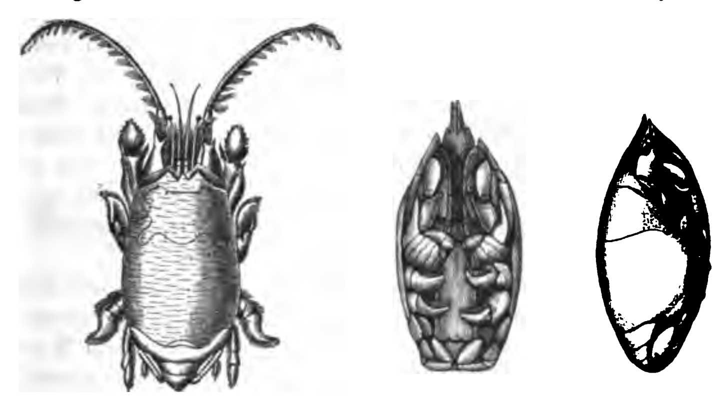


Fig. 44. *Hippa*, von oben (aus LEUNIS-LUDWIG), von unten und rechts (Original).

wie *Cancer pagurus*, *Gelasimus* u. a., bald zwischen den Felsenspalten äußerst behend umher huschend, wie *Grapsus*, meist nur die Sonne scheuend (52. 84. 85). *Carcinus maenas* hält Tage lang auf dem Lande aus und wählt mit Behagen unter allen jenen Bewohnern der Litoralzone eine reiche Speisekarte. Die Fähigkeit, außerhalb des Wassers wenigstens zeitweise zu verweilen, fehlt nur den Majaceen und Pinnipeden. Eine Froschkrabbe, *Ranina*, des indischen Ozeans steigt nach RUMPH nachts gelegentlich bis auf die Dächer der Häuser. »*Ocypoda ceratophthalmica* in Indien sitzt am Tage in ihrem Erdloche, lauernd mit ihren langgestielten, hochaufgerichteten Augen. Abends läuft sie spinnenartig wie ein Schatten dahin. Sie macht sich unglaublich schnell über geschossenes Wildpret oder gesammelte Tiere her«, wie VAN HASSELT schreibt. Doch die Ocypoden sind bereits Landtiere und halten im Wasser kaum einen Tag aus. Und damit sind wir schon bei echten Landtieren angelangt. *Gecarcinus* von den Antillen ist bekannt. »*Aratus*

Pisonii, nach Fritz Müller eine allerliebste lebhafte Krabbe, steigt auf die Manglebäume, deren Blätter benagend, und klettert mit ihren ungemein spitzen Klauen die dünnsten Zweige hinauf«. »Die Ocypoden an der südafrikanischen Küste kommen bei der Ebbe aus ihren tiefen Löchern hervor, um Nahrung zu suchen, und blicken dabei, sich aufrichtend, von Zeit zu Zeit aufmerksam umher und laufen, wenn man sich auch noch so leise nähert, ungemein schnell dem nächsten Loche zu, wobei sie sehr schlau kreuz und quer rennen, so dass man sie kaum einholen kann. Zur Ebbezeit reinigen sie auch eifrigst ihre Löcher, indem sie den nassen Sand herausschleudern und in geringer Entfernung anhäufen. Die Goniopsen klettern auf den Blöcken und Felswänden behend herum, springen von einem Fels zum andern und lassen sich bei Verfolgung sogar mehrere Fuß hoch herunterfallen oder springen klafterhoch in die See und rudern den nächsten Felsen zu« (84). Hier haben wir alle Übergänge von den See- zu den eigentlichen Landkrabben, deren es in den Tropen der alten und neuen Welt bekanntlich genug giebt, *Gecarcinus*, *Cardisoma*, *Mystocarcinus* auf Neu-Irland etc.*).



Fig. 45. *Ocypoda arenaria*. 1/2.

Die Poecilopoden oder Molukkenkrebse sind gleichfalls echte Bewohner der Gezeitenzone, wenigstens zeitweise, mit interessanten Abstufungen. Die Erwachsenen können einige Zeit außer dem Wasser zubringen, die Eier aber bedürfen, wie es scheint, geradezu des amphibischen Verhaltens, sie werden in einer vom Weibchen innerhalb der Flutzone im Sande gegrabenen Grube untergebracht. Der altbekannte *Limulus moluccanus* hält sich beständig in diesem Bereich auf, der amerikanische *L. polyphemus* dagegen bleibt für gewöhnlich in Tiefen von 2—6 Faden und kommt in der Regel nur zur Begattung und Eiablage an den Strand (35).

*) Berühmt geworden sind die eigenen oder zusammengetragenen Beschreibungen Fritz Müller's von der Atmung jener amphibischen Krabben. Bei *Ranina* führt ein Canal die Luft von hinten in die Atemhöhle; *Aratus Pisonii*, ein *Grapsus*, *Sesarma* und *Cyclograpsus*, welche letzteren »in sumpfigem Boden tiefe Löcher graben und manchmal auf dem feuchten Schlamme herumlaufen oder wie lauernd vor ihren Löchern sitzen«, heben zu gleichem Zweck hinten ihren Panzer. Doch haben die letztgenannten noch eine zierliche Einrichtung, um auch auf dem Lande eine Zeitlang durch die Kiemen atmen zu können. Das Atemwasser tritt aus den vorderen Öffnungen heraus aus der Kiemenhöhle, verbreitet sich auf einem fein in quadratische Feldchen geteilten, mit knieförmig gebogenen Haaren besetzten, einem Haarsieb ähnlichen Panzerteil und wird wieder eingeschlürft. »Bei *Eriphia gonagra* liegen die der Luftatmung dienenden Eingangsöffnungen der Atemhöhle nicht wie bei den Grapsoiden über, sondern hinter dem letzten Fußpaare, zu den Seiten des Hinterleibes« u. s. w.

Systematisch schließen sich hier die Pycnogoniden oder Pantopoden an, zum größeren Teile mit ihren unscheinbaren, schwer unterscheidbaren Arten Bewohner des Strandes, häufig genug über dem Wasserspiegel bei der Ebbe.

In neuerer Zeit namentlich hat sich die Aufmerksamkeit der Forscher auf eine Gruppe echter Arachniden gelenkt, die fast durchweg in der Litoralzone leben, auf Seemilben nämlich, von denen eine ganze Reihe bekannt geworden ist (86). Manche gehören zu Familien, die sonst nur reine Landtiere umfassen, von den Gamasiden *Gamasus Girardi* Trouessart, der auf *Balanus balanoides* schmarotzt, von den Bdelliden *Eupalus sanguineus* Tr., von den Trombidiiden, den Lauf- oder Erdmilben, zwei Rhyncholophusarten unter ganz gleichen Bedingungen; nur die Familie der Halacariden ist rein auf die See beschränkt, und zwar auf die Uferzone, sie umfasst bereits 7 Gattungen, die auf Hydroiden, Austern u. dergl. sich aufhalten, oder in der stärksten Brandung über die Felsen rennen. Man muss diese kleinen bräunlichen Tierchen gesehen haben, wie sie in großer Menge gesellig auf einem Felsblock geschäftig umherlaufen, der von jeder stärkeren Welle überschüttet wird, man muss versucht haben, sie zu fangen, um zu verstehen, wie fest sie sich am Gestein halten und dem tosenden Wasser Widerpart halten können*).



Fig. 46. Butterfisch, *Centronotus gunnellus*. (Aus Martin-Heincke.)

Von Wirbeltieren kommen hier nur Fische in Betracht, was wenigstens die Auswanderung anbelangt, verwunderlicherweise aber weder die Acranier oder Leptocardier, noch die Cyclostomen, noch irgend einer von den Palaeichthyes, sondern lediglich die modernste aller Fischgruppen, die Teleostier. Von ihnen ist es eine ganze Reihe, die am Strande aus dem Wasser herausgeht, gerade so wie nur sie es waren, die fliegend den direkten Weg in die Luft nahmen. Manche lieben den sandigen Strand, manche Felsen und Korallenklippen.

Der Steinpicker oder die gemeine Tangmaus unserer Küsten, *Agonus cataphractus* L., bleibt auf den Watten der holländischen und deutschen Nordseeküste bei der Ebbe zurück, und wird viel in den ausgesetzten Granatkörben gefangen. Die Sandaale, wie unser Tobiasfisch, *Ammodytes Tobianus*, gräbt sich bei Eintritt der Ebbe mit großer Schnelligkeit in den feuchten Sand und erwartet die Flut. Besonders sind viele Schleimfische befähigt, in der Luft auszuharren. Der Seewolf, *Anarrhichus lupus*, hält lange außerhalb des Wassers aus, wiewohl er es freiwillig

*) Betr. einer Hydrachnide in schwach salzigem Wasser s. 357.



nie verlässt. Der europäische Butterfisch, *Centronotus gunnellus* (Fig. 46) hat sich normalerweise daran gewöhnt. »Dieser aalglatte, zählebige kleine Fisch verkriecht sich in die schmalsten Spalten zwischen Steinen, Muscheln, in Pfahlritzen, bleibt bei Ebbe zurück und lauert auf kleine Kruster.« Der Seeschmetterling oder Schan des Mittelmeers, *Blennius ocellaris* lernt geradezu während seines Lebens allmählich das Land betreten. Bei der Ebbe gehen viele auf den Grund, die älteren aber verlassen das Wasser wohl ganz und kriechen mit den Brustflossen über weite Strecken weg, merkwürdig rasch und gewandt, entsprechenden Höhlen zu, je einer in eine sich bergend, die Flut zu erwarten. Tagelang halten sich die zähen Tiere auf feuchtem Sand, Moos oder Gras. Ja der Schan scheint die Trockenlage während der Ebbe zu bedürfen; Exemplare in einem kleinen Aquarium, in dem

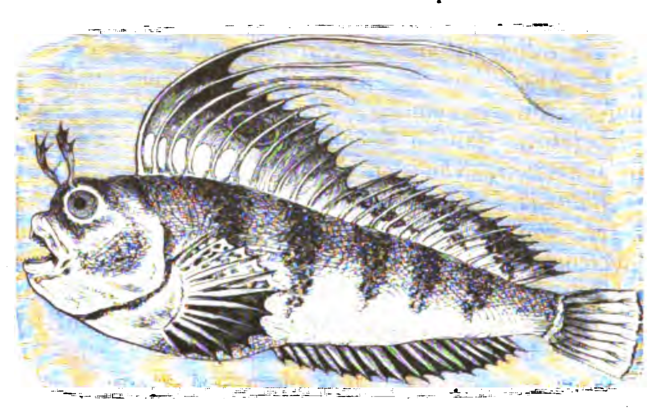


Fig. 47. Schmetterling, *Blennius ocellaris*.

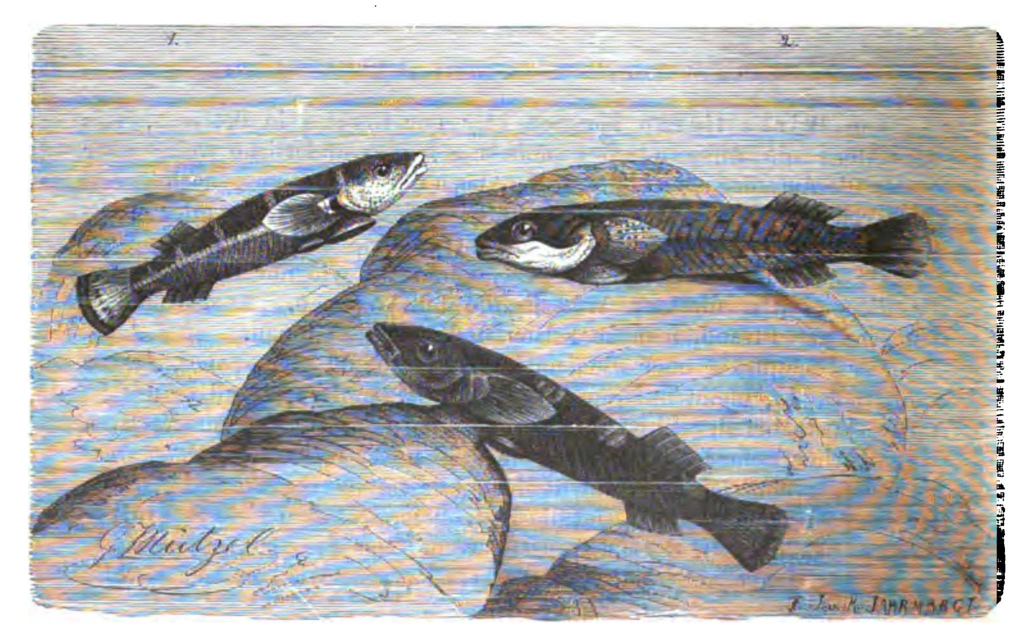


Fig 48. Ansauger, *Lepadogaster bimaculatus*. (Nach Brehm.)

Steine über den Wasserspiegel hervorragen, nehmen gern und lange auf diesen Platz. Dabei wirkt die Luft auf das Aussehen des Fisches ein, der, im Wasser blassbraun, außerhalb allmählich dunkler wird und eine Reihe weißer Flecken längs der Seitenlinie hervortreten lässt. Die Augen werden getrennt bewegt wie beim Chamäleon.

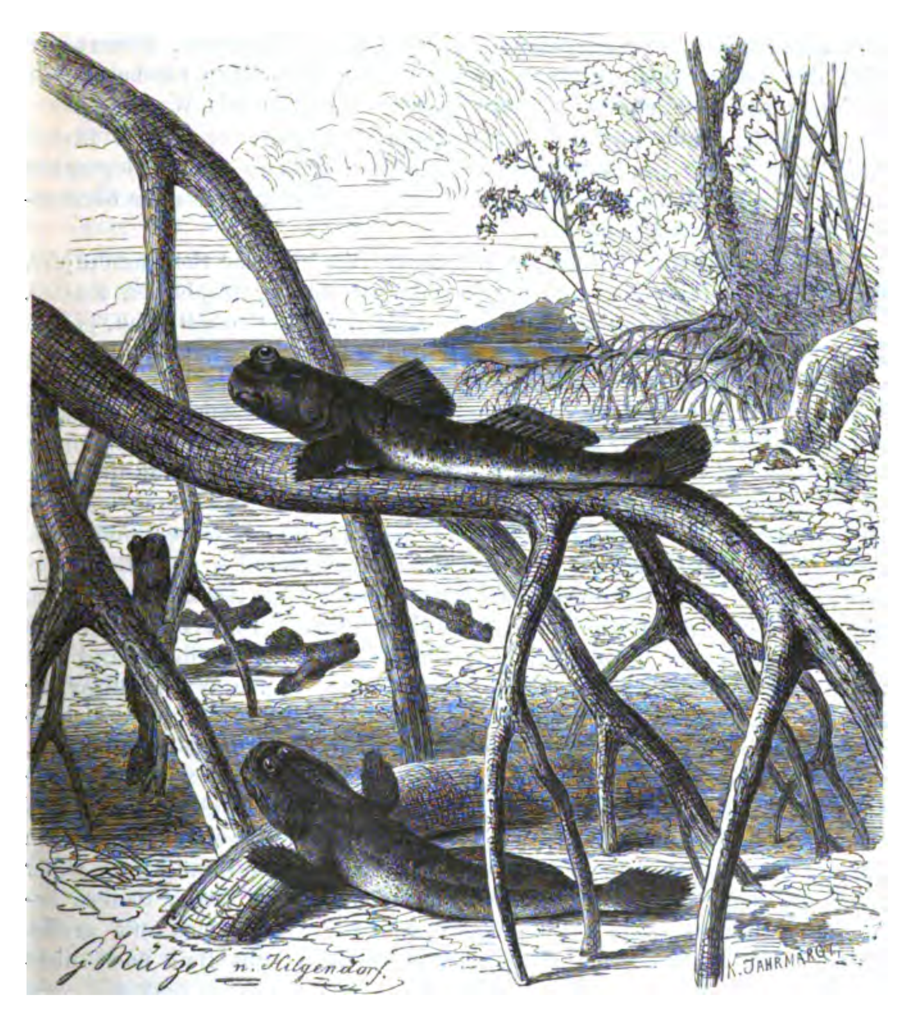


Fig. 49. Schlammhüpfer, *Periophthalmus Koelreuteri*. (Nach Brehm).

Die Gobiesociden sind kleine Küstenfische, deren untere Schulterknochen sich zu einem Haftapparat umbilden, einer knorpelartigen, aus zwei hintereinander gelegenen Stücken bestehenden Scheibe. Der Schildbauch der Nordsee, *Lepadogaster bimaculatus*, saugt sich am liebsten da an, wo die Ebbe den Strand weithin trocken legt, und verweilt regelrecht stundenlang außer dem Wasser.

Die Springschleimfische der Korallenriffe, *Salarias* (von denen ich einen, den HILGENDORF als neu erkannte, *S. symplocos*, noch an den Azoren erbeutete), benehmen sich z. T. ganz amphibienhaft, wie es MÖBIUS vom *Salarias quadricornis*, dem »Sauteur« von Mauritius, beschrieben hat. »Dieser Fisch liegt gern auf den Klippen, die in der Nähe der Brandung aus dem Wasser ragen, auf einer Seite und lässt sich im Sonnenschein von dem Spritzwasser der überstürzenden Wogen benetzen. Nähert man sich den Lagerplätzen dieser geselligen, blenniusartigen Fischchen, so springen sie plötzlich wie Frösche in weiten Sätzen in's Wasser.«

Von dem mit einer Trommelstimme begabten, prachtvoll blauen *Balistes aculeatus* von Mauritius meint MÖBIUS, dass er wohl gelegentlich auf flachem Korallenriff bei Ebbe trocken gelegt wird, wozu enge Kiemenöffnungen ihn befähigen (87).

Das großartigste leistet in ähnlicher Hinsicht der Schlammhüpfer, *Periophthalmus* (Fig. 49), eine Meergrundelgattung der tropischen Küsten. »Die Brustflossen sind so beschaffen, dass sie wie Füße zum Hüpfen, ja zum Klettern benutzt werden können, indem die unserer Handwurzel entsprechenden Teile, von starken Muskeln umgeben, aus der Haut hervorragen« (HEINCKE). »In den Manglesümpfen am Ausfluss des Zambesi schwärmt ein seltsamer kleiner Schleimfisch (*P. Koelreuteri*). Wenn er beunruhigt wird, eilt er in einer Reihe von Sprüngen quer über die Oberfläche des Wassers. Er kann als amphibisch betrachtet werden, da er ebenso außerhalb des Wassers lebt als in demselben und seine geschäftigste Zeit während des niederen Wasserstandes ist. Dann erscheint er auf dem Sande oder Schlamme in der Nähe der kleinen Teiche, die bei der zurücktretenden Flut übrig bleiben. Er erhebt sich auf seinen Brustflossen einigermaßen zu einer stehenden Stellung und hält mit seinen großen hervortretenden Augen eine scharfe Wache über die hellfarbige Fliege, von der er sich ernährt. Sollte die Fliege sich in einer selbst für einen weiten Sprung zu großen Entfernung niederlassen, so bewegt sich der Schleimfisch langsam nach ihr hin, wie die Katze nach ihrer Beute oder wie eine Springspinne, und ermöglicht es, sobald er auf 2—3 Zoll an das Insekt herankommt, durch einen plötzlichen Sprung mit seinem untersetzten Maule gerade auf das unglückliche Opfer zu schnalzen«. Seine Vorliebe für die Onchidien ist durch SEMPER berühmt geworden. Sobald ein Vogel kommt, gräbt er sich mit großer Schnelligkeit in den Sand, sucht also auch dann sein Heil noch nicht im Wasser.

Amphibien scheuen alles Salzwasser, das Meer wäre ihnen tötlich*). Amnioten, die in der Litoralzone wohl leben, gehören unter einen anderen Gesichtspunkt, es sind Rückwanderer, wenigstens scheint kein ständiger Bewohner darunter zu sein, der terrestrische Tendenzen verriete. Ebenso sind die Tracheaten zu beurteilen, wobei jene Acarinen

*) Frösche laichen höchstens in schwach brackischem Wasser (34).

besondere Beachtung verdienen. (Weitere marine Tracheaten s. im nächsten Capitel). — —

Was sagt uns nun das Heer, das wir kurz und selbstredend unvollständig gemustert haben? Werden alle diese Tiere, die jetzt bereits die Luft zeitweilig ertragen können, dadurch zum dauernden Aufenthalt auf dem Lande geschult? Lauter Übergänge? Das wäre ein kühner Schluss. Vielmehr muss das Urteil sehr verschieden sich gestalten. Bei mehreren Gruppen ist es allerdings ziemlich leicht nachzuweisen, dass die Auswanderung direkt vom Meere auf das Land geschah. Da sind zunächst die Nemertinen, von denen wir außer den zahlreichen marinen nur einige wenige auf dem Lande kennen, kaum eine im reinen Süßwasser. Und den beiden Geonemertesarten (*palaensis* Semper und *chalicophora* v. Graff) ist das in der Litoralzone der Sundainseln lebende Genus *Prosadenoporus* Bürger nächstverwandt (348). *Nemertes carcinophila*, die sich am Hinterleibe verschiedener Brachyuren hält, mit denen sie auswandern könnte, steht gleichfalls im Systeme nicht fern.

Diese Krabben selbst, sie zeigen ganz deutlich das Bestreben, das Meer zu verlassen und sich, zunächst in der feuchten Nachtluft, vom Wasser immer mehr zu emancipieren. Ihre Vorposten, die Landkrabben, sind weit genug vorgedrungen, bis auf die Gebirge. Aber noch zeigen die westindischen Gecarcinen durch die Wanderungen, die sie zum Zweck des Laichens nach dem Meere herdenweise unternehmen, woher sie gekommen sind. Wie viele Zugvögel, verfolgen sie die Straßen, auf denen ihre Vorfahren sich ausbreiteten. Wir müssen bedenken, dass die Krabben vom ganzen Krebsstamm körperlich die am meisten umgebildeten, psychisch die höchstentwickelten sind, deren verkürzter Körper eine vielseitigere geschickte Bewegung erlaubt. Unter den gleichen Gesichtspunkt hoher systematischer Stellung fallen die Paguriden, wiewohl bei denen das Gewicht des schützenden Schneckenhauses, meist von einer der Brandung entsprechend dickschaligen Strandschnecke von vornherein ganz bestimmt keine Wahrscheinlichkeit der Landbewegung voraussetzen ließ. Warum aber sollen oder dürfen wir zweifeln, dass diese Tiere in immer zahlreicheren Arten noch jetzt den Kreis ihrer Existenzbedingungen erweitern?

Ganz ähnlich ist es bei den Isopoden. Wohl mögen manche Landasseln einen anderen Weg eingeschlagen haben, bei der nicht zu hohen Uniformität der Gruppe. Aber die Ähnlichkeit zwischen *Ligia* des Strandes und unserem einheimischen *Ligidium* macht es doch nicht unwahrscheinlich, dass letzteres unmittelbar dem Meere entstammt sei.

Bei den Fischen weist gerade der Umstand, dass es die neuere, wenn auch bis in den Jura bereits zurückreichende Gruppe der Teleostier ist, welche Amphibioten am Seestrand hervorgebracht hat, darauf hin, dass es sich hier um langsame, aber doch wohl stetige Eroberung des Trocknen handelt. Freilich mag es leicht sein, den Propheten zu spielen, wo alle Controle der Erfüllung der Weissagungen unmöglich ist. Immerhin scheint die Auffassung die natürlichste, welche in den Schlamm-

hüpfern und Springern Tiere erblickt, die im Begriffe sind, sich zu Landbewohnern umzugestalten. Dann würden es hauptsächlich zwei Gruppen sein, welche den Weg vom Meere auf das Land nähmen, die Meergrundeln und die Schleimfische. Ja bei letzteren kann man eine weitere Thatsache in's Feld führen, die auf ihre Neigung, zum mindesten in geringen Pfützen zu leben, hinweist, das Lebendiggebären der Aalmutter, *Zoarces*. Stuhlmann (88) meint zwar, man müsse mit der Deutung dieser merkwürdigen Tiere, die oft auf einmal 200 bis 300 Junge zur Welt bringen, warten, bis das Verhalten aller, auch der tropischen Arten, bekannt geworden sei. Im Zusammenhange aber mit der Lebensweise der Verwandten ist wohl Jhering's Ansicht, die Eier würden wenigstens bei einer in Südamerika in kleinen Pfützen lebenden Form in der Mutter zurückbehalten, weil diese oft in kaum hinreichendem Wasser wohne, nicht von der Hand zu weisen. Der Umstand, dass die Jungen während des Winters noch Monate lang im Mutterleibe bleiben können, ohne sich weiter auszubilden, mag eine Anpassung an die Jahreszeiten sein, welche ja in der Uferlinie sich viel kräftiger geltend machen, als im tieferen Wasser.

Unter den Mollusken lassen sich mit einiger Sicherheit zwei Wege verfolgen, die von der See auf's Land führen, der eine geht von den Litorinen zu den Cyclostomaceen, der andere betrifft die Auriculaceen. Wenn Litorinenarten außerhalb des Flutbereichs ihren Winterschlaf halten, die Kiemenhöhle nachweislich voll Luft, wenn andere außerhalb des Wassers den Fuß zur Bewegung herausstrecken, dann ist der wichtigste Schritt zum Landleben gethan. Zwar kann man die recenten Formen nicht mehr unmittelbar auf einander zurückführen, da schon im Jura Litorinen bekannt sind, aber die Cyclostomaceen stehen ihnen im System nahe genug, um einen sicheren Schluss auf frühere Auswanderung zu erlauben; es ist kaum zweifelhaft, dass unsere Litorinen jetzt in der Auswanderung begriffen sind, so gut wie die Assimineen und Truncatellen. Die letzteren rechnet man bereits den Cyclostomaceen (oder doch der anderen Neurobranchierfamilie der Helicineen) zu, die Assimineen, von denen wir einen kleinen Vertreter am Jahdebusen (90) haben, nehmen wenigstens mit Bestimmtheit Luft in den Atemraum.

Auch dass *Litorina rudis* vivipar geworden ist, kann schon als eine weitere Anpassung an die Trocknis gelten. Und von der südaustralischen *Lit. unifasciata* hat Haacke gezeigt, dass auf der von der Sonne beschienenen Oberfläche der von ihr bewohnten, nur bei Springfluten vom Wasser bedeckten Oberfläche sich eine schlanke und hellere Varietät herausgebildet hat (durch langsameres Wachstum) gegenüber einer dunkleren, gedrungeneren und gezeichneten Form weiter unten (89).

Die Auriculaceen, wahrscheinlich auf Opisthobranchien zurückzuführen, lassen zwar auch den Ursprung nicht mehr mit der Bestimmtheit nächster Verwandtschaft erkennen, aber ihre Verbreitung, die oben angegeben wurde, macht es sehr wahrscheinlich, dass sie direkt vom Meere auswanderten; in der Süßwasserwelt sind sie nur in wenigen

Ländern vertreten, bei uns gar nicht, während das kleine *Carychium minimum* fast überall an feuchten Orten zu finden ist; es ist schwerlich durch die Flüsse gekommen.

Ob die Oligochaeten unmittelbar dem Strande entstammen, darüber ist wohl nichts mehr auszumachen (s. Cap. 12).

Besondere Schwierigkeiten bereiten jene Tiere, die man zwischen den Krebsen und Spinnen hin- und hergeworfen hat. Die Pycnogoniden sind jedenfalls alte Meerestiere, wenn sie auch ursprünglich vom Lande stammen mögen; ähnlich die Molukkenkrebse; sie werden uns künftig wieder beschäftigen. Auch die verschiedenen Milben mit ihren Beziehungen zu echten Landbewohnern erschweren das Urteil, ob sie eine alte Wurzel darstellen oder Rückwanderer sind. Wiewohl die Halacariden der Tracheen entbehren, ist doch das letztere bei weitem wahrscheinlicher.

Den Poecilopoden ähnlich sind mehrere Molluskenfamilien gänzlich auf den Strand angewiesen, die Onchidien mit ihren Lungen und die thalassophilen Pulmonaten. Beide stehen in der gegenwärtigen Schöpfung merkwürdig isoliert und bieten weder nach der marinen, noch nach der Landseite unmittelbare Anknüpfungspunkte*). Am wunderlichsten ist vielleicht die Doppelatmung der Gadiniden und Amphiboliden. Die systematische Sonderstellung beweist, dass sie alte Formen sind. Sollten sie nicht in früherer Zeit, als das Klima noch feuchter war, sich als Pulmonaten vom Wasser weiter entfernt haben? Oder sind sie gar zu einer Zeit entstanden, als ozeanische flache Inseln noch ganz und gar die Bedingungen des heutigen Strandes darboten? Dass sie die Veränderungen des Landes nicht mitmachten, sondern sich auf den Strand zurückzogen, würde auf eine äußerst conservative Tendenz hinweisen, wie derlei allerdings gerade von Mollusken in hohem Grade bekannt ist (*Nautilus*, *Pleurotomaria* u. v. a.).

Die übrigen Strandbewohner, noch eine große Zahl, scheinen in ihrem jetzigen Zustand keine Zeichen an sich zu tragen von Beziehungen zum anderen Medium, weder haben sie deutliche Merkmale, die auf früheres Landleben deuten, noch zeigen sie Gelüste, jetzt das Feste zu betreten. In den meisten Fällen sind es Bewegungshindernisse, die ihnen im Wege stehen, wo bei den Echinodermen und Coelenteraten, worauf wir später zurückkommen werden. Sehr viele, wie die Balanen und

---

*) Betreffs der Onchidien ist es nicht unwahrscheinlich, dass sie zu den echt terrestrischen Vaginuliden gehören. Die Onchidien haben die männliche Geschlechtsöffnung vorn, die weibliche, sowie After-, Lungen- und Nierenöffnung am Hinterende. Die Vaginuliden gleichen ihnen bis auf den weiblichen Porus, der in der Mitte liegt. Der merkwürdige *Atopos* aber (Vertreter der bisher als *Vaginula trigona*, *prismatica* etc. zusammengefassten Arten) ist eine Vaginulide, welche auch Atem-, After- und Nierenporus mit der weiblichen zusammen vor der Mitte hat. Das ist die ursprüngliche Landform, von der die anderen abzuleiten sind. Es bleibt nur die Schwierigkeit, dass die Vaginuliden eine direkte Entwickelung durchmachen, die Onchidien aber eine Verwandlung mit deckelschaligen Larven. Somit gehen wohl alle auf den Strand zurück, an dem die Onchidien ihre jetzige merkwürdige Umbildung erfuhren, ohne ihn je zu verlassen. Doch ist dies noch ein dunkles Capitel.

Lepadiden, die Bryozoen und Hydroiden und die Tunicaten sind festgewachsen, und auf dem Lande hat Sessilität nicht statt. Warum Patellen und Chitonen allerdings nicht wieder bei ihrer starken Musculatur sich zum Kriechen anschicken und auch das Land betreten, ist kaum einzusehen, ihr geologisches Alter spricht gegen künftige Änderung. Auch die Muscheln sind nicht so leicht zu beurteilen, da doch die Paguren starke Schalen mit auf's Land nehmen; doch macht ihnen die Art der Ernährung das Landleben völlig unmöglich. Tiere, wie die Sandhüpfer, scheinen auch höchst ungeschickt zu einem Laufen im Gleichmaß der Körperhaltung, doch muss man darin vorsichtig sein (91). Kurz alle diese sind in ihrer jetzigen Ausprägung für die Bewegung und das Leben auf dem Lande wenig geeignet; sie müssten sich erst wesentlich umwandeln, wenn sie die Landreise antreten wollten.

Vielleicht stoßen wir gelegentlich noch auf andere Tiere, von denen die Auswanderung aus dem Meere auf's Land wahrscheinlich oder wenigstens möglich war. Hier wurde nur die moderne Strandzone cursorisch berücksichtigt.

Fünftes Capitel.

Die Süſswasserfauna.

Die Berührung zwischen dem Land und dem Süßwasser ist naturgemäß eine viel innigere, als die zwischen Land und Meer; und selbst die Landtiere, die etwa vom Seestrande unmittelbar auswanderten, haben damit eine ähnliche Veränderung in Bezug auf die chemischen Bestandteile des Flüssigen durchgemacht insofern, als sie ihren Durst mit Süßwasser löschen. Es giebt wohl wenige Ausnahmen, in denen Landtiere eine Vorliebe für Salzwasser bekunden, ja die Anpassung an die Salzsteppen und Salzlagunen in diesen ist keineswegs eine reiche, und wenn manche Tiere, wie die Kameele, Salzpflanzen nicht verschmähen, oder gar Papageien in auffälliger Geschmacksrichtung solche bevorzugen*) oder wenn namentlich viele Huftiere, wie Pferde, Hirsche u. a., mit Gier Salz lecken, so sind das doch nachträglich erworbene Gewohnheiten, die, wie bei uns, mit der Eigentümlichkeit des Salzes zusammenhängen, die Resorptionsfähigkeit der Darmwand zu erhöhen, schwerlich aber

*) Einige »Kakadus (*Pliotolophus sanguineus* und *roseicapillus*) fressen gern Salzpflanzen, wie denn auch manche Arten (z. B. *Conurus carolinensis* und *Chrysotis amazonicus*) gern salzhaltige Erde und salzhaltiges Wasser aufsuchen« (MARSHALL 187).



haben wir in solcher Neigung einen Rest der alten marinen Lebensweise zu erblicken, wiewohl auch dieser Gedanke vielleicht nicht ganz von der Hand zu weisen ist (381. S. 120). Viel wahrscheinlicher würde es sein, derartige Bevorzugung des Salzes und Salzwassers noch bei solchen niederen Tieren zu finden, die ihre nächsten Verwandten im Meere haben. Aber von solchen Beziehungen wissen wir wohl noch wenig. Es scheint vielmehr, als wenn mit dem terrestren Aufenthalt eine durchgreifende Änderung des Getränks und der Körperflüssigkeit verbunden wäre; es wird lediglich Süßwasser aufgenommen.

Damit erhält die Süßwasserfauna für die Tierwelt des Landes ihre fundamentale Bedeutung. Und die räumliche Beschränkung der fließenden und stehenden süßen Gewässer, so wie ihr wohl in fast allen Fällen periodisches An- und Abschwellen gegenüber dem säcularen Gleichmaß des Meeres bringt die innigste Berührung beider Faunen mit sich. Das Süßwasser ist die natürliche Straße, die vom Meer auf das Land führt.

Eine Zeitlang schienen die Untersuchungen gerade der Süßwasserbewohner durch die hohe Anziehungskraft der marinen Stationen arg vernachlässigt. In den letzten Jahren hat sich ihnen das Interesse wieder in erhöhtem Maße zugewandt, und wir sind ja gerade im Begriff, auch für die Binnengewässer eine biologische Station zu gründen. Im Ganzen hat jene Ruhepause, die vorwiegend dem Meere gewidmet war, dem Studium der potamophilen Tiere doch schwerlich Eintrag gethan, vielmehr hat man die Gesichtspunkte, die man in der hohen Schule des Meeres bezüglich der horizontalen und vertikalen Verbreitung, der periodischen Wanderungen u. s. f. gewonnen hatte, auf die Untersuchung der Binnengewässer übertragen und damit diesem Zweige zoologischer Forschung ganz neue Reize eingehaucht, und jetzt regt man sich überall, teils von zoologischer Seite, teils von geologischer, um die uns so nahe angehenden Probleme des Süßwassers zu lösen; die Zoologen wollen die Abhängigkeit von den Verschiedenheiten der geographischen Lage aufklären, wie Brandt in Armenien (216), Nordquist in den reichen Seen Finnlands (116), Pavesi in Italien (93), J. de Guerne (94) in den einsamen Kraterseen der ozeanischen Azoren, Stuhlmann (95) in den gefährlichen Sumpfniederungen des tropischen Südostafrika. In der Heimat bemühen sich Asper (178), Weltner (215 und 369), Poppe (219), Vosseler (117 und 223), Zschokke (410), Suter-Näf (227 und 228), Imhof (96), Zacharias (97) u. v. a., unter denen Semper's, Duplessis' und Forel's Namen (174) voranleuchten, durch systematische Erforschung den Einblick in die lacustren Verhältnisse zu vertiefen, die Übertragung der Methoden zur quantitativen Feststellung des Planktons wird selbst von der praktischen Seite der Fischerei als sehr erstrebenswert angesehen. Die Geologen und Geographen erhoffen von der Kenntnis der Süßwasserfauna Antwort auf so manche Fragen über die Umbildung der Festländer, alten Meereszusammenhang und dergl. Ihnen verdanken wir die energische Berücksichtigung der sogenannten Reliktenfauna der Binnengewässer.

Diese letztere giebt den ersten Fingerzeig für eine natürliche

Einteilung der Süßwassertiere. Wir haben es da mit einer alten Einwohnerschaft zu thun, die jeder Kenner ohne weiteres als berechtigt im Süßwasser anerkennen würde, und mit Eindringlingen oder gelegentlichen Vorkommnissen, die der Zoolog auf den ersten Blick für normale Bewohner der Salzflut halten müsste. Die Rückwanderungen vom Lande her kommen hier wieder in zweiter Linie, wiewohl es schwer oder fast unmöglich wird, zwischen allen einzelnen Categorien scharf zu scheiden. Jene Salzwassertiere im Süßen haben wieder einen doppelten Charakter, entweder es sind vereinzelte Vorposten mitten unter echten Süßwassertieren, oder sie befinden sich auf dem Übergange zwischen süß und salzig und machen hier in mehr geschlossenem Bestande die Brackwasserfauna aus. Noch andere, wie die Wanderfische, machen einen periodischen Wechsel durch. Alle diese heischen hier Beachtung, vor allem mit Beziehung auf die daraus abgeleitete Landtierwelt.

A. Die alte Süfswasserfauna.

Bekanntlich verschwinden ganze Tiergruppen des Meeres völlig in den Flüssen; dafür tauchen neue auf, die der See so gut wie ganz fehlen (s. o.). Die größere Masse wohl gehört wenigstens Klassen oder Ordnungen an, die in beiden Flüssigkeiten Vertreter haben, aber nach Familien gesondert. Sodann kommen Gattungen, deren Arten sich nach beiden Medien trennen, und endlich Arten, die sowohl im salzigen als süßen leben können und leben, und zwar aus den verschiedensten Gruppen, so dass es am besten ist, sie einfach systematisch durchzugehen.

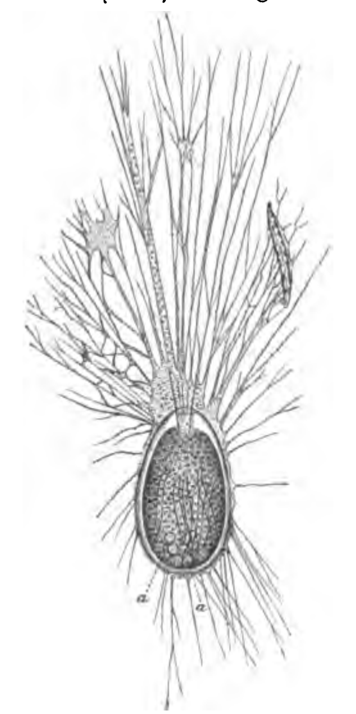


Fig. 50. *Gromia oviformis*. *a* Kerne. $^{80}/_{1}$. (Aus Leunis-Ludwig.)

Die Protozoen lassen sich in Bezug auf einige Gruppen ziemlich scharf nach dem Aufenthalte trennen (vergl. oben Cap. 1). Die einfacheren Formen in jeder Ordnung scheinen beinahe das Süßwasser zu bevorzugen. Von den Sarcodinen leben Amöben in beiden Flüssigkeiten. Unter den beschalten Rhizopoden sind die einfacher gebauten Gromien und Arcellen hauptsächlich im Süßen. Den complizierten Radiolarien des Meeres stehen die einfacheren Heliozoen des Süßen gegenüber, die aber nicht so ausschließlich an ihren Aufenthalt gebunden sind. Von den Sporozoen ist früher gesprochen; wenn man in den Polkörpern ihrer Sporen echte Nesselkapseln

der Cnidarien erblickt, dann sind die Myxosporidien, da sie an See- und Süßwasserfischen vorkommen, als heruntergekommene Coelenteraten wegen ihres Eindringens in's Süßwasser bemerkenswert. Die Mastigophoren haben die Cystoflagellaten oder Noctiluken rein im Meere, das die Dinoflagellaten wenigstens bevorzugen, die Choanoflagellaten kommen in beiden vor, während von 160 Flagellaten nur 16 im Meere angetroffen worden sind. Die Infusorien entwickeln ihre größte Mannigfaltigkeit im Süßwasser, nur die Tintinniden leben zumeist im Meere, so wie *Freia* (in der Ostsee); *Spirostomum* und *Stentor* haben Arten in beiden, und von *Aspidisca* kommen dieselben Arten, *lynceus* und *turrita*, in beiden vor. Doch interessieren gerade die Infusorien mehr durch ihre Verbreitung, indem sie auf die Entstehung der Süßwasserfauna ein Licht werfen, als in Beziehung auf's Land, das sie sehr spärlich betreten.

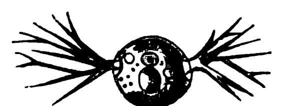


Fig. 51. *Diplophrys Archeri.* 500/1. (Aus Leunis.)

Die Coelenteraten senden bekanntlich nur spärliche Vertreter in das süße Wasser, *Hydra* (mit der nordamerikanischen *Microhydra* 98) und die Spongillen, wenigstens von allgemeinerer Verbreitung, allerdings scheinen die Poriferen von Europa, Asien, Nordamerika, Brasilien und dem tropischen Afrika auf verschiedenen Wegen von Renieren aus sich entwickelt zu haben (99).

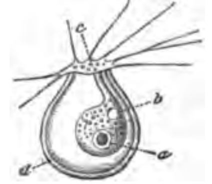


Fig. 52. *Microgromia socialis.* 900/1. *a* Kern, *b* Vacuole, *c* Pseudopodienstiel, *d* Schale. (Aus Leunis.)

Die Echinodermen sind die allerexclusivsten Meerestiere, so gut wie die Tunicaten und die Gephyreen.

Die Turbellarien zeigen schärfere Scheidungen. Die niedrigen Acoelen sind auf's Meer beschränkt, ebenso die Alloiocoelen mit ein paar Ausnahmen (s. u.), die Rhabdocoelen s. s. kommen in beiden vor, die Dendrocoelen trennen sich scharf in die Polycladen des Meeres und die Planarien des Süßwassers.

Die kleinen Ichthydien sind denn auch im Süßwasser viel stärker vertreten, doch nicht ganz auf dieses beschränkt.

Die Rädertiere verhalten sich ähnlich.

Die freilebenden Nematoden scheinen sich um das Medium nicht sehr zu kümmern, zwar bevorzugen die Enopliden das Meer, ohne doch dem Süßwasser und dem Lande fremd zu sein.

Die Egel bilden, wiewohl im Meere genug vertreten, doch einen sehr charakteristischen Bestandteil der Süßwasserfauna.



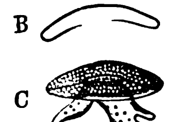


Fig. 53. *Arcella vulgaris.* 200/1.
A. von oben.
B. Schalendurchschnitt.
C. Tier von der Seite.
(Aus Leunis.)

Noch stärker tritt das bei den Oligochaeten hervor, die nur wenige Arten im Meere haben; so werden *Clitellio ater* und *Enchytraeus spiculus* aus der Ostsee angegeben. Die Lumbriculiden,

Tubificiden und Naiden sind mit vielen Arten fast nur potamophil. Dazu neuerdings eine sehr charakteristische Form aus Ostindien, *Chaetobranchus Semperi*, bei dem Blutgefäße in die großen kiemenartigen Rückenborsten treten. Von Lumbriciden lebt *Pontodrilus* mit zwei Arten an der südfranzösischen Küste (331). Die Polychaeten sind umgekehrt fast nur marin.

Bryozoen werden aus dem Süßwasser immer mehr und aus immer entlegneren Ländern gemeldet. Ihnen erscheinen die charakteristischen Umbildungen der polymorphen Colonien zu fehlen, die Vibracula, Avicularien und Ovicellen; dafür haben sie in den Statoblasten besondere Brutknospen gewonnen, von denen Hensen allerdings auch in der Ostsee einige auffischte.

Die Krebse verhalten sich sehr wechselnd. An das untere Ende ihrer systematischen Stufenleiter werden, eine sehr auffallende Thatsache, die Phyllopoden gestellt, jene Gruppe, welche die allerstärksten Anpassungen an das Süßwasser entwickelt hat, welche durchweg das Meer meidet, aber was umgekehrt so sehr wunderbar erscheint, keineswegs die salzigen Binnengewässer. Semper hat, unter etwas verschiedenen Gesichtspunkten, Schmankewitsch' interessante Untersuchungen ausführlich hervorgehoben (34. 100). Es ist gewiss schwer zu verstehen, wenn *Artemia* sich einer Soole vom 4 fachen Salzgehalt des Ozeans, 10—15 %, anbequemt und doch nicht dem Meere, es ist noch verwunderlicher, wenn sie durch Aussüßen nicht nur nicht umkommt, sondern ihre Körperformen, wenn auch unbedeutend, doch so weit ändert, dass sie zunächst in eine andere Art und dann in die nächstverwandte Gattung *Branchipus* übergeht. Es unterliegt keinem Zweifel, dass wir es hier mit der ältesten Süßwassergruppe der Kruster zu thun haben, die zwar nicht eingefleischte Süßwasserbewohner sind, wohl aber eingefleischte Meeresverächter*). Entsprechend kommen die Tiere, deren immerhin zarte Schalen der Petrificierung nicht besonders dienlich sind, seit uralten Zeiten vor, *Apus* vom Carbon an, *Estheria*, in der mitteleuropäischen Trias sehr häufig, geht sogar bis ins Devon zurück, die ähnliche *Leaia* bis ins Carbon. Dass der branchipusähnliche *Branchiopodites* erst im Eocän auftritt, liegt wohl nur an der Mangelhaftigkeit der paläontologischen Beweise, denn so lange es *Apus* gab, hat es sicherlich auch *Branchipus* gegeben; beide werden fast immer zusammen beobachtet und, was wichtiger, *Apus* nie ohne *Branchipus*, von dem er sich ganz ausschließlich, nächtlich über ihn herfallend, ernährt (333).

An die Branchiopoden reihen sich drei Gruppen von Crustaceen an, die man in biologischem Sinne als Kleinkruster bezeichnen könnte, die Cladoceren, Ostracoden und Copepoden. Freilich kann damit keine morphologische Systematik gemeint sein, aber andererseits ist die Körperkleinheit ein Moment, das Verbreitung und Anpassung wesentlich

*) Hierher gehört auch Boas' Arbeit (154) über die Unterschiede von *Palaemonetes varians* im Salz- und Süßwasser.



erleichtert, daher bei ihnen, selbst unter der Vorraussetzung eines sehr conservativen Charakters der alten Krebse, eine so ausschließliche Beschränkung, wie bei den Branchiopoden, nicht mehr erwartet werden kann, während wiederum das Vorwiegen im Süßwasser oder in der Salzflut als ein altes Merkmal aufgefasst werden darf. Von den Cladoceren leben unter mehreren hundert Arten nur etwa ein Dutzend im Meere; bei ihnen sind ja die Anpassungen an die Saisonschwankungen der Binnengewässer und das Austrocknen so hervortretende Züge. Unter den Ostracoden sind umgekehrt die meisten Meeresbewohner, nur die Cypriden sind im wesentlichen auf die Binnengewässer beschränkt, zu deren Fauna sie aber so allgemeine als weitverbreitete Bestandteile stellen. Die Copepoden haben zwar auch die größere Artenzahl im Meere, bilden aber im Süßwasser so gut wie dort so charakteristische Massen, dass sie die Hauptnahrung der wohlschmeckendsten Herdenfische ausmachen (Felchen, Häring, Makrele). Die siphonostomen Copepoden oder Fischläuse gehen naturgemäß am meisten aus dem Süßen in das Salzige herüber und hinüber, ihren Wirten folgend.

Die Cirripedier sind jedenfalls die reichste Krebsgruppe, die sich lediglich auf das Meer beschränkt, wenigstens keinen eigentlichen Vertreter im Süßwasser stellt, ähnlich die kleine Gruppe der *Nebalien*, mit ihrer cypridenhaften Schale.

Unter den Amphipoden sind die Hyperien und Laemodipoden Meeresbewohner, die Crevetten sind am vielseitigsten, Orchestien und *Thalitrus* lernten wir schon am Seestrande kennen, eine Menge Gattungen und Arten beschränken sich auf das Meer, die Gammariden wechseln herüber und hinüber, *Gammarus* selbst, sogar der blinde *Niphargus puteanus*, der Brunnenkrebs, der jetzt in mehrere Arten zerlegt werden soll (286), scheut die brackischsalzigen Brunnen von Venedig nicht.

Noch vielseitiger als die Crevetten sind die Asseln. Teils Landtiere, teils potamophil, teils marin zeigen viele eine hohe biologische Amplitude, sie stellen einen wichtigen Anteil zur normalen, bez. alten Süßwasserfauna, wie sie andererseits neue Einwanderungen erkennen lassen in den Formen, die man als Relikte zu bezeichnen pflegt (s. u.). Als normale sind hier zunächst lediglich die Asellen anzuführen.

Cumaceen, Stomatopoden und Schizopoden sind Meeresbewohner, wie überhaupt der Bruchteil der Thoracostraken, der potamophil ist, sehr zurücktritt gegen die marinen. Von den Macruren ist normaliter nur *Astacus*, allerdings mit vielen Arten, potamophil, der »Flusskrebs« κατ᾽ ἐξοχήν. Die Garneelen sind höchstens neue Eindringlinge. Die Paguriden kommen nur in den Tropen in Betracht, wo sie das Süßwasser wenigstens nicht zu scheuen scheinen. Unter den Krabben ist es eine Gattung, die sich auf Süßwasser beschränkt, *Telphusa*, mit vielen Arten in den warmen Ländern vertreten. Ihre südeuropäische Species, *T. fluviatilis* (Fig. 54), hat man oft zur Reliktenfauna gerechnet als marinen Rest, dem Verhalten in den Tropen gegenüber wohl mit Unrecht.

Die Xiphosuren endlich haben mit dem Süßwasser nichts zu thun (s. o.).

Wir kommen zu den Tracheaten. Ganze Gruppen sind, trotzdem sie bald auf das Feuchte angewiesen sind, bald flügellos am Boden haften, doch dem Wasser völlig entfremdet. Eine, die keine Spur von Tracheen (mehr?) zeigt, beschränkt sich auf das Meer, die Pycnogoniden. Andere sind für das Süßwasser charakteristisch, in verhältnismäßig wenigen giebt es vereinzelte Freizügler, die sich, vom Land her, dem Wasser wieder anbequemen. Weder Onychophoren noch Myriopoden*) leben im Wasser; die kleinen Tardigraden dagegen, die Plateau neuerdings als Ursprungsformen auffasst, nur. Die Arachnoideen haben eine Anzahl Gruppen nur auf dem Lande, die Solifugen, Pseudoscorpione und Scorpione, Pedipalpen und Phalangiden, d. h. die große Sippe der Arthrogastren; von echten Spinnen ist es die *Argyroneta*, von den Milben, die so manche Vertreter in die Küstenzone des Meeres entsandten, nicht die atracheaten, sondern die zu den Tracheen tragenden gehörende Familie der Hydrachniden, die einen sehr wesentlichen Bestandteil der Süßwasserfauna ausmacht. Unter den Insekten meiden wieder die niedrigsten, die Apterygoten, Collembola und Thysanuren, zwar nicht das Feuchte, aber den Aufenthalt im Wasser, von den beflügelten haben Käfer und Wanzen ganze Familien zeitlebens im Süßwasser, die Dyticiden, Gyriniden und Hydrophiliden, die Notonecten und Nepiden, *Nepa*, *Ranatra*, *Naucoris* und die großen tropischen Belostomen, die Hydrodromen *Limnobates*, *Hydrometra* und *Velia* laufen auf den Binnengewässern hin, wie *Halobates* auf den tropischen Meeren. Andere verbringen amphibiotisch ihre Jugend im Wasser, die Pseudoneuropteren zerlegen sich sehr eigentümlich nach dem Körperumfang in die kleinen Corrodentien (Bücherläuse, Termiten u. a.) auf dem Lande und die größeren Amphibioten mit potamophilen Larven, die Libellen, Ephemeriden und Perliden. Die Trichopteren oder Phryganiden sind rein amphibisch, von den Neuropteren nur einzelne Wasserflorfliegen oder Sialiden, besonders die Gattung *Sialis*. Die Dipteren verhalten sich in Bezug auf die Lebensweise ihrer Larven am allerwechselndsten; von den Nematoceren verbringen die Culiciden ihre Jugend im Wasser, von den Chironomiden vorwiegend die Gattung *Tanypus*, die Streckfußmücken, sowie *Hydrobaenus lugubris*, der, nachdem die Larve im Schlamme herangewachsen, auf dem Wasser umhertanzt, ohne zu fliegen — von den Brachyceren die Waffenfliegen, *Stratiomys*, viele andere, wovon *Eristalis* nur ein Beispiel, haben besonders an den Schlamm angepasste Larven mit entständigen Atemröhren. Die Rohrkäfer, *Donacia*, haben Larven und Puppen vorwiegend an Wurzeln, Nymphaeen (346), die Puppen ruhen



Fig. 54. *Telphusa fluviatilis.* (Aus Leunis.)

*) Über *Geophilus maritimus* und *submarinus* s. u.

in einem Gespinnst, das mit den Tracheïden der Wirtspflanze offen communiciert, so dass sie ebenso, wie die Larven, durch die Pflanze mit Luft versorgt werden. Die Raupen der Schilfeulen, *Nonagria typhae* und *cannae*, fressen im Inneren von Rohrstengeln. Und LUBBOCK berichtet gar von einer Schlupfwespe (*Polynema natans*), die mittels ihrer Flügel unter Wasser schwimmt (347), und einem anderen Hymenopteron, *Prestwichia aquatica*, das die Beine dazu benutzt. Ein drittes, *Agriotypus armatus**), ist am Clyde beobachtet, wie es an den Felsen in beträchtliche Tiefe hinuntersteigt, um dort einige Minuten zu verweilen, freilich, ohne schwimmen zu können (347). Unter diesen Gesichtspunkt gehören auch die Insekten, die sich an's Meer oder an Salzseen gewöhnt haben. SEMPER erwähnt (34 I. S. 178) Fliegenmaden und Mückenlarven so wie einen Carabiden (*Blennius flavescens*) aus dem Meere, und aus den nordamerikanischen Salzwasserseen nach PACKARD Käfer, Fliegen und Wanzen; lassen wir die letzteren bei Seite, da die Gewöhnung an salzige Binnengewässer im allgemeinen merkwürdigerweise mit der an marine Lebensweise nur wenig verwandtes hat, so bleibt es auffallend, dass jene Meeresinsekten, von denen man nach PLATEAU bereits über ein Schock kennt, nicht den typischen großen Amphibiotengruppen zugehören.

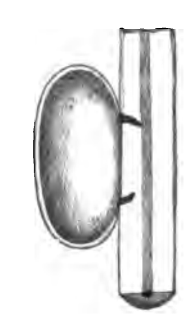


Fig. 55. Puppengespinnst von *Donacia*, an einer Nymphaeenwurzel. (Nach SCHMIDT.)



Fig. 56. *Polynema natans*. (Nach LUBBOCK.)

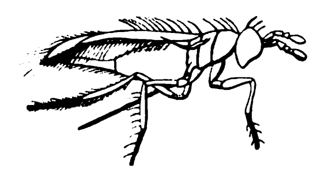


Fig. 57. *Prestwichia aquatica*. (Nach LUBBOCK.)

Die Weichtiere treten im Süßwasser mit wenigen, aber eng umgrenzten Gruppen auf; sehr viele aber sind es, welche vom Meere her jetzt noch einzelne Gruppen vorschieben, einige, bei denen man zweifeln darf, ob sie vom Lande in's Süßwasser zurückwandern oder ob sie sich überhaupt früher weiter davon entfernt haben.

*) *Agriotypus* inzwischen im Mecklenburgischen schwimmend beobachtet.

Es verschwinden zunächst von den Meeresformen durchweg die Cephalopoden, so wie die pelagischen Heteropoden und Pteropoden. Viel auffallender ist es, dass von den strandbewohnenden Opisthobranchien auch nicht eine einzige Art in der Gegenwart in's Süße eindringt. Ebenso sind die Scaphopoden rein auf's Meer beschränkt, sowie die kleinen Solenogastres (*Chaetoderma* etc.) und die mit ihnen von v. Ihering als Amphineuren zusammengefassten uralten Polyplacophoren oder Chitonen. Von den Schnecken der Binnengewässer sind es in erster Linie die im allgemeinen dünnschaligen basommatophoren Pulmonaten oder Hygrophilen, mit allgemeinster Verbreitung die Limnaeen. Die Hauptgattungen, die bei näherem Zusehen ein wenig zusammengewürfelt erscheinen, sind eine so alte in sich abgeschlossene Süßwassertierwelt, wie kaum eine zweite, mit dem hervorstechenden Merkmal fast kosmopolitischer Verbreitung; sie reichen zwar nach paläontologischer Erfahrung bis in den Jura zurück, ein ganz anständiges Alter (101. 102); aber man wird sie getrost noch viel weiter zurückschieben dürfen in Rücksicht auf die nicht eben sehr zur Conservierung geeigneten Gehäuse. Solche Kosmopoliten sind bekanntlich *Ancylus*, *Limnaea*, *Planorbis* und *Physa*. *Amphipeplea* ist schon etwas beschränkter, da sie jenes merkwürdige Vorkommen in Europa und auf dem Gegenpol, den Philippinen, Molukken und Australien mit mancherlei anderen Tieren gemein hat. Dazu kommt eine Reihe streng localisierter Gattungen, *Gundlachia* zunächst von den Antillen, dem amerikanischen Festlande und Tasmanien, die vereinzelte *Erinna Newcombi* aus einem Bach von den Sandwichinseln, *Canefria splendens* (vielleicht eine Auriculacee) von Borneo, *Pompholyx* von Californien, *Choanomphalus* vom Baikalsee mit der Untergattung *Carinifex* vom Lac Clear in Californien, *Bulinus* wieder mit größerem Areal (Afrika, Mittelmeerländer, Antillen, Südseeinseln) und die circumpolaren Moosphysen oder Aplexen. Die kieferlosen Chilinen mit zierlich gewelltem Gehäuse von Südamerikas südlicher Hälfte schließen sich an. Unter den stylommatophoren Pulmonaten sind vielleicht die Succineen hierher zu rechnen, die z. T. weiter vom Wasser entfernt, z. T. amphibiotisch, durch ihre Fußdrüse und die Art ihres Kriechens und Schwimmens (mit gesonderten Wellen) als Rückwanderer gelten müssen.



Fig. 58. *Chilina pulchra.* (Nach Fischer.)

Die Merkwürdigkeit der Basommatophoren liegt nicht einfach in dem Umstande, dass sie als Wassertiere Lungenatmer sind; das wären zweifellos rückgewanderte Formen, wie die Wale (und sie sind es vielleicht, s. u. Cap. XX) —, sondern darin, dass diese Lunge ebensogut bei Gewöhnung an die Tiefe der Seen Wasser aufzunehmen vermag, also nach Art der Kiemen fungiert (103). In dieser Hinsicht gehören hierher die tropischen Ampullarien, echt potamophile Tiere, mit einer Lungenhöhle über der Kiemenhöhle, und durch ein Loch in deren Decke zu-

gänglich. Mit ihnen sind wir in die große Ordnung der Prosobranchier eingetreten. Von denen ist wohl die am meisten typische potamophile Familie die der Valvaten, jedenfalls von Anfang an auf das Süßwasser beschränkt, ohne alle nähere Verwandtschaft in der ganzen Ordnung, in der sie fast allein Hermaphroditen sind und durch die vorn gelegene Federkieme ebenso sich absondern. Von echten Pectinibranchiern zunächst die Paludinen, von der nördlichen Hemisphäre, mit einer Untergattung, *Neothauma,* im Tanganyikasee, einer anderen, *Cleopatra,* in Ägypten und mit mehreren Verwandten in Nordamerika. Dann die früher mit Paludinen verwechselten Bythinien und eine Reihe kleiner Gattungen, die man mit letzteren in die Familie der Hydrobien zusammengefasst hat, *Baikalia* vom Baikalsee, mit mehreren Untergattungen, die kleinen Bithynellen vorwiegend aus unserem Gebirgswasser, *Pyrgula* von Italien und Dalmatien, *Emmericia* ebenfalls von Südeuropa, *Lithoglyphus* vom centralen, *Tanganyicia*, *Jullienia* von Cambodja, *Pachydrobia* von Indo-China, *Potamopyrgus* von Neuseeland, *Amnicola* und *Fluminicola* von Nordamerika, *Stenothyra* von Südasien; eine namhafte Reihe, deren Mitglieder sich wohl durch genaue Untersuchung, eine Schwierigkeit bei der Kleinheit, mannigfach zersplittern werden; vor der Hand stehen sie, über die ganze Erde zerstreut, im Verbande als Hydrobiiden zusammen. Nordamerika hat dann für sich die zum Teil massenhaft auftretenden Pleuroceriden, *Pleurocera*, *Goniobasis* und *Ancylotus*; die Tropen haben die Melanien, mit mannigfacher Gliederung der Gattungen, *Melania* von größerer Verbreitung, *Claviger* von Ostafrika, *Semisinus* von den Antillen, *Faunus* von Ceylon und den Philippinen, *Typhobia* vom Tanganyika, *Paludomus* aus der orientalischen Provinz, *Melanopsis* mit einer Verbreitung, die wir schon angetroffen haben, aus den Mittelmeerländern, von Neuseeland und Neucaledonien. Endlich gehört hierher eine ganz andere Schneckengruppe, die Scutibranchierfamilie der Neriten, die Neritinen und Navicellen, von welch letzteren SEMPER's Nachweis von der Außergebrauchsetzung des Deckels in Folge von Aufenthalt in reißenden Gebirgsbächen bekannt genug ist. Eine große Reihe von Kiemenschnecken, von der sich aber bei der Reichhaltigkeit dieser Klasse nicht wohl eine enger gedrängte Zusammenfassung geben lässt.



Fig. 59. *Valvata cristata.* (Aus FISCHER's Manuel.)

Ähnlich verhält es sich mit den Muscheln. Typische, allgemeinbekannte alte Süßwasserfamilien haben wir zunächst zwei, die Najaden und die Cyreniden, *Cyrena* und *Corbicula* aus wärmeren Ländern, *Cyclas*, *Pisidium* etc. bei uns. Dazu aber von den Mytiliden unsere *Dreyssensia* und *Byssanodonta* im Parana, die Aetherien (*Aetheria* im tropischen Afrika, *Mülleria* und *Bartlettia* in Südamerika). Die Muscheln kommen indes weniger in Betracht, da sie dem Landleben abhold sind (s. o.).

Von den Wirbeltieren dürfen hier nur die Ichthyopsiden angeführt

werden, da nur sie Landtieren ihre Entstehung geben können; wenigstens sind die Reptilien bereits so weit als unter dem Einflusse des Landes stehend gekennzeichnet, dass sie in ihrer jetzigen Gestalt nicht als Übergänge auf's Trockne gedeutet werden können. Auf die Amphibien müssen wir besonders zurückkommen. Es bleiben also die Fische. Von den systematisch abgesonderten tiefstehenden ist *Amphioxus*, der ja noch immer das Lanzett-»Fischchen« heißt, bekanntlich rein marin, Petromyzonten bilden dagegen im Norden wie Süden wesentliche Bestandteile der Süßwasserfauna; *Myxine* dringt gelegentlich als Schmarotzer mit ein. Die Palaeichthyes trennen sich scharf nach dem Medium, die Selachier lieben das salzige, und zwar die Chimaeren ausschließlich, während die Plagiostomeen wenigstens Eindringlinge in's Süße senden (s. u.). Die Ganoiden und Dipnoer halten sich so streng an das süße, dass nur die Acipenseriden in den Mündungsgebieten der Flüsse mit der Salzflut in Berührung kommen. Die moderneren Fische dagegen, die Teleostier, haben, wie wir schon oben am Strande fanden, eine viel größere biologische Amplitude, so dass von vielen Unterordnungen die eine Familie potamophil, die andere halophil ist, und solche Scheidung bis in die Species der einzelnen Gattungen massenhaft vorkommt, ganz abgesehen von jenen Wanderfischen, die, periodisch oder selbst unregelmäßig, zwischen beiden Gebieten hin und her wechseln. Günther berechnet die Arten der das Süßwasser bewohnenden Knochenfische auf 2238, die sich etwa folgendermaßen verteilen. Von Acanthopterygiern (312) sind am stärksten die Chromiden vertreten, in Afrika und Südamerika. Dann kommen die barschartigen, mit einigen beschränkteren Familien, den nestbauenden Sonnenfischen oder Centrarchinen und dem isoliert stehenden *Aphrododerus* von Nordamerika und den kleinen Arten des Genus *Dules*, welche die Küsten und Inseln des indo-pacifischen Ozeans, sowie Australien bewohnen (einige im Brackwasser). Die Stichlinge haben zehn Süßwasserarten, der früher erwähnte *Comephorus baicalensis* wird für sich als Vertreter einer Familie betrachtet; dann die Aalformen unter den Stachelflossern, die ostindischen Mastacembeliden, endlich die besonders durch halbamphibische Lebensweise ausgezeichneten Lucio- und Ophiocephaliden, Hecht- und Schlangenköpfe und die Labyrinthfische.

Von den Weichflossern mit geschlossener Schwimmblase oder Anacanthinen ist nur unsere *Lota vulgaris* ständiger Süßwasserbewohner.

Die Hauptmasse der Fische stellen in den Binnengewässern die Physostomen, die kosmopolitischen, wenn auch sehr verschieden dicht gesäten Cypriniden allein 724, und die Welse, von deren Verbreitung dasselbe gilt, 572. Ihnen folgen die Characinen von Afrika und Südamerika, mit der berüchtigten *Piraya* u. a. in Amerika, mit dem durch sein Atemorgan ausgezeichneten *Citharinus* in Afrika (s. u.); die artenreichen Salmoniden der nördlichen Erdhälfte (von denen einige Gattungen die Tiefen des Meeres bewohnen), im Süden (Neuseeland und die Südhälfte von Südamerika) durch die wenigen Haplochitoniden vertreten, dann die zahlreichen kleinen Cyprinodonten von Südeuropa, Asien, Afrika und

Amerika, z. T. im brackischen und Seewasser, wie der früher erwähnte *Anableps*; dann die durch ihr pseudoelektrisches Organ bekannten afrikanischen Mormyriden und Symbranchiden, letztere mit besonderem Respirationsorgan (s. u.), die neotropischen Gymnotiden mit dem *Gymnotus electricus*, die kleinen hauptsächlich Neuseeland bewohnenden *Galaxiiden*, von denen uns *Neochanna* besonders interessiert, denn diese Fische wurden bisher nur in Löchern, die sie in die Erde oder den festen Thon in einiger Entfernung vom Wasser gegraben hatten, gefunden. Dazu eine Anzahl kleiner, z. T. merkwürdiger, zerstreuter Familien, die nördlich-circumpolaren Hechte, der einzige *Percopsis* von den nördlichen Vereinigten Staaten, ein Salm mit den Ctenoidschuppen der Barsche, die beiden *Umbra*-Arten von Österreich-Ungarn und Nordamerika, die beiden Heteropygier, der blinde *Amblyopsis spelaeus* von der Mammuthöhle in Kentucky und der noch mit kleinen, äußerlich hervortretenden Augen versehene *Chologaster*, nur einmal in einem Reisfelde von Südcarolina erbeutet, die beiden Knerien von Westafrika, der *Hyodon* von Nordamerika und *Pantodon* aus den Küstenflüssen von Westafrika, die fünf Osteoglossiden von Indien, Afrika und der neotropischen Region, die Notopteriden von Indien und Westafrika, endlich die interessanten Symbranchiden von Südamerika, Ostindien, Australien und Tasmanien.

Nicht wenige von allen diesen sind Wanderfische, die einen Teil im Meere verbringen, wie der Lachs, der jedenfalls tief auf den Meeresboden hinabgeht, oder wie andere, z. B. die Stinte unter den Salmoniden, oder die Ziege (*Pelecus cultratus*) unter den Cypriniden, zwischen dem Süßwasser und der brackischen Flut der Ostsee hin- und herwechseln. Man muss sich leider hüten, aus solchen vereinzelten Thatsachen etwa den Schluss zu ziehen, dass hier bereits Spuren einer sich vollziehenden Anpassung nach der einen oder anderen Richtung gegeben wären; vielmehr können solche Wechselbeziehungen bereits sehr alter Natur sein, und dafür liefert der Stint und sein naher Verwandter von Neuseeland, *Retropinna*, ein beredtes Beispiel. »Retropinna, sagt Günther, ist ein echter Salmonide, verwandt mit dem Stint, *Osmerus*, und denselben auf der südlichen Halbkugel vertretend. Von diesen beiden Gattungen lebt ein Teil der Individuen im Meere und steigt periodisch in die Flüsse hinauf, um zu laichen; ein anderer Teil verbleibt in den Flüssen und Seen, wo er sich fortpflanzt, und steigt niemals in das Meer herab; diese Süßwasserrasse ist immer kleiner, als ihre im Meere lebenden Brüder. Dass dieser kleine Teleostier der nördlichen Halbkugel, wenn auch in einer generisch modificierten Form, in Neuseeland wieder auftaucht, ohne sich über andere Teile der südlichen Zone ausgebreitet zu haben, ist eine der merkwürdigsten und bis jetzt unerklärlichen Thatsachen der geographischen Verbreitung der Süßwasserfische.« Besonders merkwürdig aber ist die nämliche Beziehung beider Gattungen an ihren so entfernten Wohnorten zum Salz- und Süßwasser.

Chorologische Gliederung der Süßwasserfauna.*)

Die ungeheure Abstufung in der Ausdehnung der Binnengewässer, der große Gegensatz zwischen bewegtem und stehendem, Flüssen und Seen, die verschiedene Geschwindigkeit des bewegten, der Contrast etwa zwischen einem tosenden Gletscherbach und dem majestätisch langsamen Fluten der großen Tropenströme macht eine Einteilung vom biologischen Standpunkte aus sehr schwer. Immerhin ist wohl, trotz der innigeren Berührung eines kleinen Baches mit dem umgebenden Erdboden, die Wahrscheinlichkeit beständiger Wechselwirkung zwischen der terrestren und potamophilen Tierwelt am größten im ruhigen Wasser. Und da mag man zunächst einen Unterschied feststellen nach der Ausdehnung dieser Gewässer. Je kleiner, desto inniger der Austausch. Es giebt eine Menge von Tieren, die hier in den Vordergrund treten und gerade die kleinen, oft vergänglichen Teiche und Pfützen bevorzugen; kleine Wasserkäfer, Culicidenlarven, viele Phryganiden, manche Rädertiere, Cladoceren, Infusorien siedeln sich am liebsten in ihnen an, am hervorstechendsten wohl die Branchiopoden. Das bewegte Wasser erheischt, je stärker das Gefälle, desto mehr besondere Anpassungen, starke Schwimmfähigkeit wie bei den Salmoniden, oder Haftapparate, wie die Sohle von *Ancylus*, oder viele Simulienlarven, welche sich in ihren tütenförmigen Hüllen mit Hilfe von einer endständigen Zange (Abdominalfüße?) am Boden, an Steinen u. dergl. festsetzen, ähnlich vielen Phryganiden. Auf den Azoren z. B. waren jene in den stark abfallenden kleinen Abflüssen der Kraterseen besonders häufig und lieferten unangenehme Mosquitos. Es lohnt wohl nicht, gerade derartige Umwandlungen hier weiter zu verfolgen, da die Sessilität auf dem Lande am allerwenigsten in Frage kommt. Ein wunderhübsches Beispiel aus der Heimat mag noch erwähnt werden, eine Dipterenlarve, die sich mit Hilfe von 6 bauchständigen, äußerst energischen und beweglichen Saugnäpfen an den Steinen im schnellen Gebirgsbach zu halten vermag (Fig. 60). Die schärfste chorologische Gliederung liefern zweifellos die größeren stehenden Binnengewässer, die Seen, und man redet bei ihnen, wie beim Meere, von einer litoralen,



Fig. 60. Dipterenlarve aus einem Gebirgsbach von oben und unten. $^{8}/_{1}$. (Original.)

*) Seit der Fertigstellung dieser Arbeit hat Haeckel auch diesen Gegenstand behandelt und um viele technische Ausdrücke bereichert (2).

pelagischen und abyssischen Fauna. Jede zeigt eine gewisse Ähnlichkeit mit der entsprechenden Meeresfauna, die litorale ist für uns hier die wichtigste. Die abyssische (— das Licht dringt etwa bis zu 100 m in maximo hinab — 105) setzt sich zusammen einerseits aus altertümlichen Formen, die mit den übrigen Seebewohnern fast außer Zusammenhang stehen, und aus neuen Einwanderern vom Ufer her oder von der Oberfläche. Solche alte Formen sind z. B. das *Plagiostoma Lemani* des Genfer Sees, das seine Verwandten sämtlich im Meere hat, wohl auch *Clitellio Lemani*, ein Borstenwurm von ähnlichen Bedingungen, so wie der vor einigen Jahren von IMHOF entdeckte, prächtig durchsichtige Oligochaete *Vetrovermis hyalinus*, der in vielen Schweizerseen gemein ist und zu den marinen Gattungen *Ctenodrilus* und *Parthenope* in nächster Verwandtschaft steht, manche Krebse aus der Tiefe skandinavischer Seen (s. u.). Sehr merkwürdig ist das Vorkommen eines *Planorbis* in der Tiefe des kaspischen Meeres (106), vielleicht geradeso oder vielmehr umgekehrt zu beurteilen, da die Gattung in den oberen Wasserschichten dieses Salzmeeres fehlt. (Sollte der *Planorbis* von den Canaren aus 1400 Faden Tiefe nicht doch auf einem Irrtum beruhen?) Als Beispiele von Zuwanderung von Oberflächenformen nach der Tiefe können *Limnaea abyssicola*, zahlreiche Pisidien, die CLESSIN untersuchte (107), *Tubifex rivulorum* und *velutinus*, *Saenuris velutinus*, Lumbriculusarten, *Mermis aquatilis*, das Bryozoon *Fredericella* (*sultana*), blinde Planarien, Mesostomaarten, eine *Hydrachna*, eine helle *Hydra*, auf der *Fredericella proboscidia* und *ornata*, einige weitere Rotatorien, *Notommata tigris*, *Philodina aculeata*, *Euchlanis lynceus* u. a. gelten; von den Gastrotrichen, *Ichthydium maximum*, von freischwimmenden Infusorien *Stentor coeruleus*; die festsitzenden *Epistylis*, *Vorticella*, *Carchesium* sind alle mit hinuntergenommen, ähnlich Suctorien (*Podophrya cyclopum*). Eine Anzahl Rhizopoden, *Amoeba radiosa*, *Difflugia*, *Centropyxis*, *Cyphoderia*, *Quadrula*, die Heliozoen *Actinosphaerium Eichhornii*, *Acanthocystis spinifera* und *turfacea*, *Rhapidiophrys pallida* F. E. SCHULZE reichen mit hinab. Von Krebsen giebt es manche Charakterform, *Niphargus puteanus* var. *Foreli* und der ebenfalls blinde kleine *Asellus Foreli*. Einige *Cypris* mögen ebenfalls am Boden hinuntergewandert sein, sie können ebensogut von der Oberfläche stammen. Dasselbe gilt von den Cladoceren (*Lynceus*, *Simocephalus*-Arten), sowie Copepoden (Calaniden, *Canthocamptus*). Gelbe und rote Dipterenlarven in Schlammröhren sind wohl — als Eier — von der Oberfläche direkt hinabgesunken, so gut wie Massen dickschaliger Eier, die, wenigstens in den Alpenseen, den Boden zu bedecken pflegen. Aber auch Fische fehlen dieser Fauna nicht, die Salmonidengattung *Coregonus* ist ja als Bewohner der Tiefen bekannt, am bekanntesten wohl der Kilch oder Kropffelchen (*Coregonus hiemalis*) vom Ammer- und Bodensee, der beim Heraufholen durch Ausdehnung der Schwimmblase unförmlich aufgetrieben wird.

Ein Charakterzug, den die abyssisch-lacustre Fauna mit der abyssisch-marinen gemein hat, ist das Auftreten blinder Tierformen; freilich fehlen

der ersteren die leuchtenden Wesen und die großen Augen der marinen. Vielmehr ist hier, — und das geht zu flacherem Wasser über — ein Anknüpfungspunkt zur Brunnen- und Höhlenfauna gegeben. —

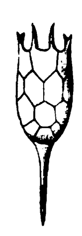


Fig. 61. *Anuraea longispina.* (Imhof.)

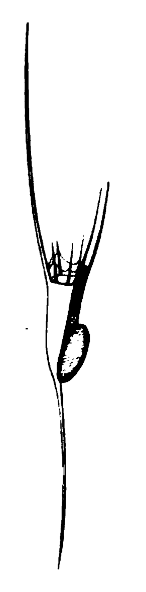


Fig. 62. *An. spinosa.* (Imhof.)

Die pelagisch-lacustre Tierwelt besteht einmal aus manchen gut schwimmenden Insekten, großen Dyticiden, Notonecten, Corethralarven, sodann aus zahlreichen Fischen und drittens aus deren Beutetieren, die meistens über mikroskopische Kleinheit nicht hinausgehen. Diese verteilen sich im wesentlichen auf vier oder fünf Tiergruppen. 1. Protozoen, 2. Rotatorien, 3. Cladoceren, 4. Copepoden und 5. vereinzelte Ostracoden. Von Protozoen kommen besonders Arten aus dem Flagellatengenus *Dinobryon* vor, sowie von Dinoflagellaten Peridinien und *Ceratium hirundinella.* Von Infusorien sind es bloß passiv bewegliche Vorticellen. Rädertiere sind namentlich in zwei Gattungen vertreten: *Asplanchna* und *Anuraea*, letztere besonders ausgezeichnet durch allerlei Dornen des Panzers. Von Cladoceren werden aus den Schweizer und deutschen Seen besonders angegeben die Gattungen *Daphnia*, *Daphnella*, *Bosmina*, *Leptodora*, dazu aus finnischen *Sida cristallina, Limnosida, Holopedium*, *Polyphemus*; von Copepoden sind es *Cyclops, Diaptomus*, von Finnland noch *Temorella, Heterocope, Limnocalanus.* Die finnischen Formen stimmen überein mit skandinavischen, aber zum großen Teil auch mit deutschen, ebenso sind aber viele in der Ost- und Nordsee gemein, eine Art stammt aus dem Eismeer nach Nordquist. Viele von diesen Tieren haben das pelagische Merkmal der Durchsichtigkeit; ebenso wie von marinen wird behauptet, dass sie je nach der Helligkeit mehr an der Oberfläche hausen oder in tiefere Wasserschichten hinabsinken, wiewohl über diesen Punkt noch nicht volle Klarheit herrscht; so giebt Zacharias an, dass er in den Maaren der Eifel bei mondloser Nacht dieselben Rädertiere und Krebse erbeutete, wie am hellen Tage; ähnliches von norddeutschen Seen.

Alles übrige fällt in Seen der Uferzone, sonst kleinen Tümpeln und dem bewegten Wasser zu, wobei noch der zahlreichen Parasiten, die ihre Jugendzustände im Wasser haben, gar nicht gedacht wurde.

Altertümlichkeit der Süßwasserfauna.

Man liest sehr oft die Behauptung, dass das Leben im Süßwasser eine hohe conservierende Kraft besitze, in ihm haben sich die ältesten Tierformen erhalten. Der Ausspruch ist sehr cum grano salis zu nehmen.

Nautilus, die Brachiopoden, *Terebratula* und vor allem *Lingula*, *Pleurotomaria*, die Plagiostomen sind Geschöpfe, die aus uralter Zeit sich im Meere erhalten haben, fast ohne ihre Veränderungen über die Artcharaktere hinaus auszudehnen. *Nautilus* geht bis ins Silur zurück, *Terebratula* bis in die Trias, *Lingula* gar bis in die kambrischen Schichten, *Pleurotomaria*, ebenso wie die Chitonen, sind gleichfalls aus dem Silur bekannt, und die ältesten Fischreste sind neben Panzerfragmenten von Ganoiden Flossenstachel von Selachiern aus dem Obersilur. Gleichwohl ist der Anteil alter Formen im Verhältnis zur Gesamtfauna im Süßwasser sicherlich größer als im Meere. Die eben erwähnten Ganoiden, die jetzt nur auf die Flüsse beschränkt sind, gelten gewöhnlich als classisches Beispiel. Dazu kommen aber zunächst die Dipnoer, sowie die Amphibien (s. u.), und es kann sich allerdings fragen, wo der älteste lebende Vertreter eines Wirbeltieres sich aufhält; gewöhnlich betrachtet man als solchen den *Ceratodus*, die nordamerikanischen Naturforscher aber halten den unlängst in zwei Exemplaren in den japanischen Meeren erbeuteten, fünf Fuß langen *Chlamydoselachus anguineus* dafür, der bis auf das mittlere Devon zurückgeht, da seine Zähne dem daselbst vorkommenden *Cladodus* außerordentlich ähnlich sind; entsprechend sind ja auch die allerdings höchst auffälligen Zähne des Barramunda das Argument gewesen, ihn bis in die devonische Formation zurückzuschieben. Nicht weniger sind die Branchiopneusten oder basommatophoren Pulmonaten alte Formen, von den Krebsen zum mindesten auch die Branchiopoden, von Würmern wahrscheinlich die Oligochaeten, ebenso wahrscheinlich sind die Rotatorien dazu zu rechnen (s. u.), und die einfachere Struktur vieler Süßwasserprotozoen lässt auch ohne paläontologischen Beweis das Gleiche vermuten. Das ist aber sicherlich ein sehr hoher Procentsatz. Wie ist dieser conservative Charakter zu erklären? Zunächst denkt man wohl an biologisch einfache und gleichmäßige Existenzbedingungen. Aber davon kann nach dem, was wir früher vom Süßwasser constatierten, schwerlich die Rede sein. Das Meer ist nach Temperatur, Ruhe, Bewegung, chemischer Zusammensetzung, Zonen- und Saisonunterschieden sehr viel gleichmäßiger als das Süßwasser, das doch weiter nichts ist als ein Collectivbegriff für alle möglichen Lösungen von den verschiedensten Ausdehnungen und Zuständen, die nur kein oder verschwindend wenig Natriumchlorid enthalten. Es lässt sich auch keine besondere Kategorie aus dieser Menge namhaft machen, der etwa jene conservierende Fähigkeit in besonders hohem Grade zukäme, die Flüsse oder die Seen, oder ein bestimmtes Größenmaß. Natürlich leben die großen jener altertümlichen Formen mehr in großen Gewässern, kleine aber auch, wie die Branchiopoden, in Pfützen. Und es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass die meisten Süßwasserbewohner einen höheren Wechsel der äußeren physikalischen Bedingungen auszuhalten haben, als die marinen; man müsste einzig und allein etwa hochnordische und hochalpine Seen ausnehmen, die unter Umständen jahrelang unter Eisbedeckung ruhen, oder die tropischen Becken,

wie die innerafrikanischen, die wenigstens in der Regenzeit anschwellen. Es ist aber jenes Gesetz weder an der einen noch an der andern Sorte von Binnengewässern gefunden worden, vielmehr aus der wechselreichen Gesamtmasse.

Man könnte höchstens noch an eine biologische Bedingung denken, welche die Erhaltung tierischer Gestalten im Süßwasser besonders begünstigt, das ist die geringere Heftigkeit des Concurrenzkampfes, den die Insassen zu bestehen haben. Sicherlich, oder wenigstens sehr wahrscheinlich, sind die Gefahren, die den Inwohnern des Meeres von ihren Concurrenten drohen, größer, die Aussicht, dass der Embryo den fortpflanzungsfähigen Zustand erreicht, geringer. Wenn dieser Faktor auch schwer zu beurteilen ist, bei der Weite und Uncontrolierbarkeit des Ozeans, eine Thatsache scheint dafür zu sprechen, die Fruchtbarkeit nämlich. Berechnet man mit Weismann (108) das Durchschnittsalter der verschiedenen Tiere nach der Summe von Jungen, die sie erzeugen, bei sich gleichbleibendem Gesamtbestande, dann scheinen allerdings die Meerestiere eine beträchtlich kürzere durchschnittliche Lebensdauer zu erreichen als die potamophilen. Im Ganzen fehlen wohl noch genügende Angaben, um die verschiedenen Tierklassen je nach ihrem Aufenthalte mit einander zu vergleichen. Immerhin liegen für zwei Gruppen hinreichende Daten vor, und das sind zwei aquatile Charaktergruppen, die Fische und die Weichtiere. Süßwasserfische laichen wohl auch eine gewaltige Menge von Eiern auf einmal, der Lachs 10 000, noch eine unbedeutende Zahl, der Hecht 100 000, der Barsch 200 000, die Quappe 300 000, die Schleie 4—500 000 (109), aber die Zahl von 9 000 000 fällt einem Seefische zu, dem Dorsch (in großen Exemplaren). Auch »darf man niemals vergessen, dass gerade die edelsten Fische, die Lachse und Forellen, die geringste Eierzahl zeigen, was mit der Größe derselben im Verhältnis steht. So erhält man von den Bachforellen im Mittel etwa 500—1000 Eier per Stück«. Bachforellen gehören aber zu den echtesten Süßwassersalmoniden.

Noch schärfer tritt das Verhältnis bei den Mollusken hervor, am wenigsten noch bei den Muscheln. Allerdings ist die Zahl der Embryonen bei den Cyreniden, wenigstens unseren Cycladiden, eine sehr beschränkte. Aber die Unioniden gehen schon recht hoch. Die Anodonten producieren auf einmal nach älterer Berechnung 14—20 000 Eier (Quatrefages), nach Pfeiffer 400 000, nach Jacobson 2 000 000 (54), *Unio pictorina* nach Bouchard-Chantereux 220 000. Die europäische Auster mag sich etwa der *Anodonta* gleichstellen mit $1\frac{1}{4}$ Million nach Duvaine, bei *Teredo* aber fand Sellius in einem Stück des Ovariums 1 874 000 Eier, das war nur etwa der siebente Teil. Die marinen schießen also doch mit Glanz den Vogel ab.

Viel klarer ist es bei den Schnecken. Unsere Süßwasserprosobranchier können sicherlich nicht concurrieren mit der Fruchtbarkeit eines *Buccinum undatum*, das etwa 12 000 Eier erzeugt, je 18 bis 25 in einer besonderen Kapsel eingeschlossen, noch viel weniger aber die potamophilen Basommatophoren mit den halophilen Opisthobranchiern,

in denen sie immerhin noch ihre nächsten Verwandten haben. Die Laichbänder unserer Limnäen, Planorben und Physen enthalten eine wechselnde Eierzahl, man wird mit 100 sicher eher zu hoch als zu tief greifen. Ihnen steht *Aplysia* mit über 100000 gegenüber, *Doris* mit 80000 (Bouchard-Chantereux) oder jene Art von der südamerikanischen Südküste, in deren Laichband Darwin 600000 Eier berechnete (110). Freilich schreiten unsere Branchiopneusten häufig während desselben Sommers zur Eiablage, aber von den Aplysien ist es ebenso bekannt, wie sie mit ihren Laichmassen die Aquarien anfüllen, und eine *Doris* hatte kaum ihr Laichband vollendet, als sie auch schon wieder zur Copula schritt.

Bei den Krebsen scheinen ebenfalls durchweg die potamophilen weniger, bez. größere Eier zu tragen. Besonders instruktiv ist der kürzlich von Boas (154) mitgeteilte Fall des *Palaemonetes varians*. Die italienische Süßwasserform hat die Eier noch einmal so lang, also noch acht mal so voluminös als die nordische aus Brack- und Seewasser.

Aus solchen Thatsachen geht allerdings wohl hervor, dass im Meere der Verbrauch an jungen Tieren enorm sein muss. Selbstverständlich regt solche Concurrenz zur Variabilität an, oder wenigstens wird jede Variante, die in irgend einer Hinsicht Schutz oder Verteidigung gewährt, leichter erhalten, also die Artbildung begünstigt werden. Demgegenüber kann man immerhin darauf hinweisen, dass die Pflanzenwelt des Süßwassers viel weniger atavistische Merkmale an sich trägt, als die des Meeres (s. o.). Nun mag zwar bei den Pflanzen die Artbildung vielmehr durch die klimatischen Faktoren bedingt werden, als bei den Tieren, — ein Umstand, der freilich erst bewiesen werden müsste und mit dem bis jetzt die Entwickelungslehre nicht gerade zu rechnen scheint, — immerhin liegt die Erklärung wohl auf einer anderen Seite. Die Pflanzen sind in besonders hohem Maße, von den Marsilien an, junge Rückwanderer ins Süße; die Wurzellosigkeit mancher schwimmenden aus höheren Gruppen beweist es; die Tiere dagegen sind autochthone, wenigstens soweit wir sie bis jetzt genommen haben. Und wenn sie sich wenig verändert haben, so zeigt das, bei aller Verschiedenheit der Binnengewässer, dass sie sich unausgesetzt unter Bedingungen befunden haben, unter denen sie entstanden. Über die Constanz oder Verschiedenheit des Urmeeres von dem gegenwärtigen sind viel eher Hypothesen erlaubt, als über das Süßwasser. Von den ältesten Zeiten an, seit Organismen da waren, ist es als destilliertes Wasser niedergefallen und hat seinen Weg durch dieselben Sedimente genommen (Thon, Kalk und Sand). Höchstens kann die Quantität der Niederschläge eine andere gewesen sein, und sie war vermutlich viel größer (s. o.). Das aber weist darauf hin, dass in den alten Perioden die Differenz zwischen Land und Süßwasser eine geringere war, als jetzt. Daher mochte die Ausdehnung der Süßwassertierwelt einst, als an das Wasser noch lange nicht so nahe das Trockene heranreichte, sondern das Feuchte vorherrschte, eine viel größere sein; und wir haben in der Süßwasserfauna

zusammengedrängte Reste einer früher überwiegenden Tierwelt. Gerade darin, dass das Süßwasser am meisten alte physikalische und meteorische Zustände früherer Erdepochen conserviert hat, liegt wohl der Grund für den atavistischen Zug seiner animalischen Bewohner. Das aber giebt den Beziehungen derselben zum Landleben eine besondere Wichtigkeit.

Verbreitung der Süßwasserfauna.

Einer der auffallendsten Züge der potamophilen Tierwelt ist ihre weite geographische Verbreitung in horizontaler und vertikaler Richtung. Die Gebiete, über die sich viele ihrer Mitglieder ausgedehnt haben, sind wohl im allgemeinen größer, als die der terrestren und marinen, und das ist um so bemerkenswerter, als es kaum isoliertere Bezirke giebt, als die des Süßwassers. Allerdings hängt ein Stromgebiet in allen seinen Dependenzen unter sich zusammen, aber es ist vom benachbarten bloß dann nicht getrennt, wenn irgend ein verbindender Wasserweg da ist oder wenn der Abfluss an der Wasserscheide etwa mit der Verschiedenheit der Niederschlagsmengen nach den Jahreszeiten wechselt, wofür ja vereinzelte Beispiele bekannt sind. Die letztere Communication ist aber sehr erschwert durch das Gefälle selbst, das überhaupt der Verbreitung stromaufwärts hinderlich ist. An der Mündung aber bildet das Seewasser für die meisten Tiere eine unüberwindliche Schranke. Was jedoch für ein großes Stromgebiet gilt, hat für den kleinsten Küstenfluss dieselbe Bedeutung. Wenn hie und da, oft recht beträchtlich, ein Fluss der Expansion einer terrestren Tierart oder -gruppe eine Grenze setzt, so sollte man das Land zwischen den Flüssen erst recht für trennend halten, zumal der natürliche Lauf es mit sich bringt, dass die Landschranke zumeist ein Gebirge ist, das die Verbindung noch schwieriger macht. Gleichwohl ist die Verbreitung zum mindesten vieler Gattungen, ja Arten von Süßwassertieren mehr oder weniger kosmopolitisch und in Beziehung auf den relativ beschränkten Umfang dieser Tierwelt um so bemerkenswerter. Wer eine Schranke, wie etwa die Alpen überschreitet, wird in der Süßwasserfauna, von einigen neu zutretenden Formen abgesehen, einen viel geringeren Wechsel wahrnehmen, als in der Landfauna, selbst die Vögel mit ihren ausgiebigsten Verbreitungsmitteln dürften in Südeuropa einen größeren Unterschied aufweisen. Derartige Schranken, wie sie im Meere durch Landengen, wie die von Suez oder Panama für die litorale Fauna gesetzt werden, dürften an kaum einer Stelle der Erde für zwei gleich weit getrennte Flussgebiete gefunden werden. Und Chun hat selbst für die pelagisch marine Tierwelt nachgewiesen (111), dass Fol's Behauptung: »Solche, in allen Stadien ihres Lebens durchaus pelagische Tierformen müssen wir offenbar als Weltbewohner betrachten« gar sehr der Einschränkung bedürfe. Selbst unter so alten Formen, wie die freischwimmenden Cölenteraten es sind, giebt es sehr viele von begrenztem Vorkommen, ja es scheint sogar die Begrenzung die Regel; es wird selbst ganz streng localisiertes Auftreten

großer Quallen namhaft gemacht. Vorläufig nimmt Chun bei pelagischen Seetieren vier Hilfsmittel großer Verbreitung an, hohes geologisches Alter, kräftige Locomotionsorgane, welche Strömungen überwinden lassen, zufälligen Transport bei Anheftung an solche Schwimmer, Treibholz, Schiffe, Schwimmvögelfüße, und endlich den Wind, der namentlich die Velellen und Physalien befördert. Von Krebsen führt Chun als Kosmopoliten nach Brady hauptsächlich die Copepoden an, welche zum großen Teile, so weit sie beobachtet sind, wenigstens in sehr entlegenen Meeren sich finden. »Es ist bemerkenswert, dass gerade die kosmopolitischen Arten durch zahlreiche, oft bizarr gestaltete Borstenanhänge an den Gliedmaßen und am Schwanze ausgezeichnet sind, die ein leichtes Festhaften an den Kiemenblättchen und sonstigen geeigneten Partien des Fischkörpers ermöglichen, während manche localisierte Arten, so z. B. *Pontella inermis*, eine relativ glatte Oberfläche darbieten«. Die Ostracoden sind durch ihre zweiklappige, das Wasser einschließende Schale gegen die mannigfachen Gefahren eines gelegentlichen Transportes geschützt, daher die pelagischen *Halocypris atlantica* und *brevirostris* Kosmopoliten sind.

Der letztere Punkt, den Chun erwähnt, schlägt in unser Thema, vielleicht auch der erste von den Copepoden. Der Transport braucht gewiss nicht immer an marinen Gegenständen stattgefunden zu haben, er kann ebenso durch die Luft gegangen sein vermittels der Schwimmvögel. Und dieses Verbreitungsmittel hat man ja für die Süßwasserfauna sehr ausgiebig in Rechnung gezogen. Darwin's und Wallace's Initiative in dieser Hinsicht ist bekannt. Man hat dieser passiven Migration seitdem immer mehr Aufmerksamkeit geschenkt, dem neu erwachten Interesse für die Süßwasserfauna folgend. Von größeren Tieren werden wohl am ehesten die Muscheln durch die Luft verschleppt. Den alten Beispielen fügt Schäff einen *Totanus calidris* zu, der am Bein von einer großen *Anodonta* gehalten wird, zwischen deren geöffnete Schalen er zufällig geraten war. Schäff weist darauf hin, dass die Füße der Grallen wohl noch geeigneter sind zur Befestigung kleiner Gegenstände, als die glatten Flächen der Schwimmvogelbeine. Jules de Guerne wiederholte Darwin's Versuch und cultivierte den Schmutz von den Füßen einer *Anas boschas* durch zwei Monate. Die Untersuchung hatte ergeben Cysten, Diatomeen, Desmidiaceen, Cladodereneier, Bryozoenstatoblasten. Die Cultur lieferte dazu Rhizopoden und Philodina. — Eier von Cladoceren fanden Humbert und Forel am Gefieder von Wildenten und Tauchern. Die oft dornigen Ephippien müssen zu solcher Befestigung besonders tauglich sein, kommen aber, da sie zumeist untersinken, nur für flache Gewässer in Betracht. Die Cultur von Mövenkot vom Kunitzer See bei Liegnitz lieferte Zacharias nach vierzehn Tagen viele Amöben, nach vier Wochen Stylonychien und eine Dileptusart, wobei die Amöben verschwunden waren. Es mussten also Rhizopoden- und Infusoriencysten durch den Darm gegangen sein. Ob wirklich die Vermutung, dass auch Fischeier die Wanderung durch den Vogeldarm zu überdauern vermögen, durch positive Thatsachen gestützt wird, habe

ich nicht finden können. Als Parallele gehören dazu Nusbaum's Beobachtungen an trächtigen Daphnien, die von *Hydra* mittels des Nesselgiftes gefangen und verschluckt waren. Es wurde der Mageninhalt entleert, in dem sich zwei Daphnienskelete befanden. »In beiden Exemplaren war von Weichteilen nichts erhalten; die Pigmentflecke des trächtigen Weibchens waren jedoch noch sichtbar, und der in einer derben Cuticula eingeschlossene Embryo machte lebhafte Bewegungen. — Die Beobachtung zeigt, dass die Embryonen der gefangenen Cladoceren durch das Gift der Nesselorgane nicht abgetödtet und wegen des Schutzes
durch die Eischale auch weiterhin von dem Ver-
dauungssaft der Poly- pen nicht angegriffen
werden.« Als Control- versuch fordert Nusbaum
auf, trächtige Daphnien durch absoluten Alkohol
abzutödten, bis das Herz stillsteht, und da-
rauf zu entwässern. Auch dann entwickeln
sich die Embryonen ungeschädigt weiter.
Nach der Hüllenbe- schaffenheit der meisten
Fischeier (s. o.) ist es unwahrscheinlich, dass
sie eine Wanderung durch die Eingeweide
ertragen. An den Transport
durch Vögel schließt sich der an durch Was-
serkäfer, die nament- lich den Austausch
zwischen kleinen Ge- wässern bewirken. Der
Umstand, dass sie Nachts fliegen, kommt den mitgeschleppten Organismen vorteilhaft zu gute, da sie dem Austrocknen weniger preisgegeben sind. Migula u. a. fanden Algen an ihnen, *Eudorina elegans*, *Pandorina morum*, *Scenedesmus obtusus* u. s. w., mit und zwischen den Algen aber halten sich Cysten und Eier.

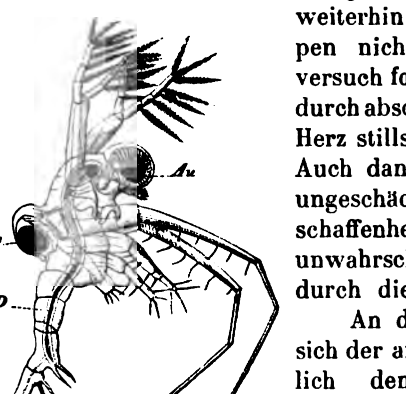


Fig. 63. *Bythotrephes longimanus.* *Au* Auge, *D* Darm, *E* Ei. (Aus Zacharias.)

Nordquist hat besonders auf die Verbreitungsmittel der pelagischen Tiere hingewiesen, in ähnlichem Sinne wie Chun. »Solche sind der lange Abdominalprocess bei *Bythotrephes longimanus*, die Spina bei den meisten pelagischen *Daphnia*-Arten, die langen, häufig gekrümmten Antennen des ersten Paares bei *Bosmina*, die langen Dornen und Stacheln bei *Anuraea* und *Ceratium*. Bei den Cladoceren sind diese Bildungen von dem dänischen Zoologen P. E. Müller als »Balancier-Organe« gedeutet. Auch ohne Rücksicht darauf zu nehmen, dass es schwer zu erklären ist, wie z. B. die vertikal gestellten und unbeweglichen Antennen des ersten Paares bei der *Bosmina* als Balancierorgane fungieren könnten, giebt es noch einen andern Umstand, welcher gegen diese Deutung spricht. Diese Bildungen sind nämlich oft mit Dornen, Haken

etc. versehen, deren Bedeutung für das Balancieren unerklärlich bleiben muss. Ich habe aus diesen Gründen eine andere Ansicht über die Bedeutung dieser Bildungen bekommen, nämlich dass sie Werkzeuge sind, welche die Verbreitung der Art erleichtern. Diese Deutung schließt natürlich nicht aus, dass sie den Tieren, bei welchen sie vorkommen, vielleicht auch andere Dienste leisten können.« Alle pelagischen Süßwasserarten mit großer Verbreitung haben irgend eine Eigenschaft, welche die Anheftung erleichtert. Freilich brauchen das nicht immer solche Fortsätze zu sein; »es haben z. B. einige Arten, wie *Leptodora hyalina* und *Asplanchna*, einen weichen und biegsamen Körper, so dass derselbe, wie nasses Papier, an Gegenständen, mit denen er in Berührung, sich anklebt.« Die letztere Manier wird freilich nicht so lange vorhalten, und ZACHARIAS hat darauf hingewiesen, dass *Leptodora*, die weit genug vorkommt und von CHUN in dem masurischen Seengebiet, den kleineren Seen Ost- und Westpreußens, und selbst im Frischen und Kurischen Haff festgestellt wurde, doch sowohl den Maaren der Eifel, als der Auvergne, als den Azoren fehlt.*)

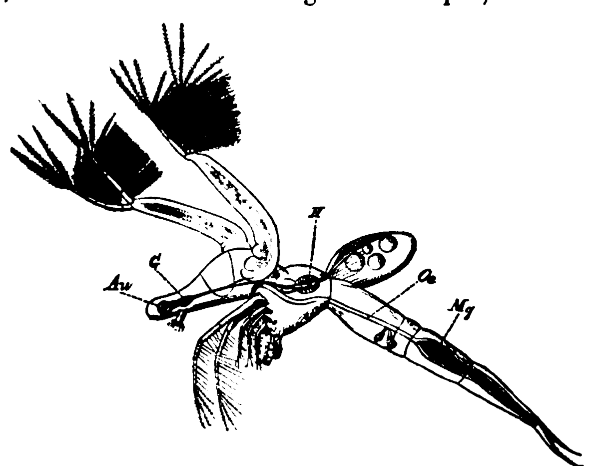


Fig. 64. *Leptodora hyalina.* *Au* Auge, *G* Hirn, *H* Herz, *Oe* Oesophagus, *Mg* Magen. (Aus ZACHARIAS.)

Für die pelagischen Süßwassercopepoden weist NORDQUIST auf einen andern Umstand hin. Die einen legen ihre Eier ab, so dass sie vermutlich zu Boden sinken; andere, wie *Cyclops* und *Diaptomus*, tragen sie in den bekannten Säckchen mit sich herum. Die letzteren aber haben eine weite Verbreitung, jene erstere, wie *Limnocalanus* und *Heterocope* (mit einziger Ausnahme der *H. saliens*) sind auf die skandinavischen Seen beschränkt. Für die *H. saliens* ist in Rechnung zu ziehen, dass sie sich nicht auf größere Seen einschränkt, sondern auch mit kleinen Tümpeln vorliebnimmt, in denen sie leichter Gelegenheit zu Anheftung und Verschleppung findet.

Als Hilfsmittel der Verschleppung haben manche Turbellarien, so *Prorhynchus*, Klebzellen am Hinterende, mit deren Hilfe sie sich so stark befestigen, dass sie eher zer- als losreißen. Die Borsten der Naiden mögen ähnlich wirken, am meisten die Rückenborsten von *Nais hamata*,

*) Inzwischen ist *Leptodora* noch an verschiedenen Orten gefunden. Früher in Frankreich nur aus den Seen von Annecy und Bourget erkannt, hat sie sich jetzt auch im Park von Versailles gezeigt, außerdem aber, vielleicht in einer anderen Art, in Japan (353).

die mit Widerhaken versehen sind. Freilich ist diese Art bisher nur bei Würzburg und im Koppenteiche gefunden, ZACHARIAS vermutet aber eine viel allgemeinere Verbreitung. Der lange Eistiel von *Vortex truncatus* mag eine ähnliche Bedeutung haben, die Art ist häufig genug. Die Spicula und Amphidisken der Spongillengemmulae gehören gleichfalls hierher, so wie die rauhe und stachlige Schale der Wintereier von *Hydra*. Schnecken und Muscheln sollen sich fest anheften, ein *Ancylus* sass an einem *Dyticus*; von Muscheln ist es erwiesen; bei den Wasserschnecken, wenigstens vielen Limnäen, möchte man zweifeln; SEMPER erblickt gerade in der geringen Saugkraft der jugendlichen Sohlen mancher Limnäen die Ursache, die sie von Gewässern mit stärkerer Strömung ausschließt; das würde für eine Luftreise dieselbe Wirkung haben. Von Protozoen hat *Ceratium* den Namen nach den hakigen Hörnern, eine *Difflugia* ist überall zwischen Sphagnum verbreitet, im Riesengebirge mit acht Stachelfortsätzen, lauter Dinge, die passiver Migration günstig sind.

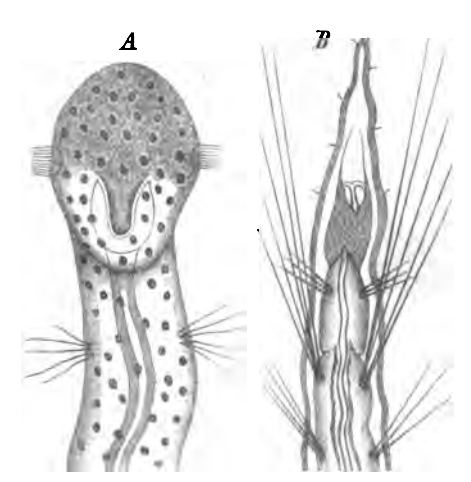
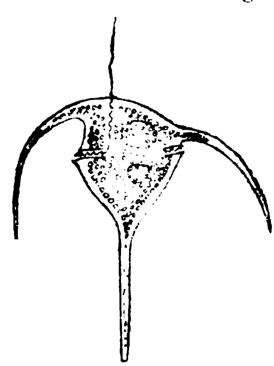


Fig. 65. Vorderende zweier Oligochaeten, eines *Aeolosoma* (die Flecken sind rot) und der *Pristina longiseta*. (Nach VEJDOVSKÝ.)

Was die Mollusken anlangt, so mag wohl eine *Anodonta* recht weit durch die schnellsegelnden Wasservögel transportiert werden. Immerhin ist es fraglich, ob die Branchiopneusten zu solchem Transport gut befähigt sind; es mag der Laich ebenso leicht verschleppt werden. Gleichwohl fehlen z. B. auf den Azoren *Limnaea*, *Planorbis* und *Ancylus*, sowie die Najaden gänzlich, nur die westeuropäische *Physa acuta* und einige Pisidien haben sich auftreiben lassen. Dabei werden die Inseln ziemlich regelmäßig vorwiegend von europäischen Wasservögeln besucht.


Fig. 66. *Ceratium*. (Nach LANG.)

In allen diesen Beispielen haben wir, modernen Arbeiten folgend, eben nur Formen berücksichtigt, die weit verbreitet sind, noch ohne uns um die localisierten oder die Zugehörigkeit zur litoralen oder pelagischen Fauna zu kümmern. Es ist sicher, dass es auch sehr zahlreiche potamophile Tiere giebt, die einen engen Verbreitungsbezirk haben. Zunächst sind viele abyssicole Arten außerordentlich eng begrenzt, wie die Pisidien der Alpenseen. Selbst unter den pelagischen

Copepoden kommen solche Formen vor, aus den Maaren der Eifel beschreibt VOSSELER (117) einen *Cyclops maarensis* und einen *Diaptomus pygmaeus* u. s. w. Unter den einheimischen Oligochaeten sind es verschiedene, die bis jetzt nur einen einzigen Fundort haben, *Phreathorix pragensis* (118) nur bei Prag, *Criodrilus lacuum* bei uns im Tegeler See bei Berlin, allerdings jetzt noch von einigen anderen Orten bekannt. Ja es würde sich lohnen, die Behauptung der weiten Verbreitung potamophiler Tiere erst einmal auf ihre Stichhaltigkeit zu prüfen, oder zum mindesten zu untersuchen, zu welchen Tierklassen die weit verbreiteten gehören. Bis jetzt liegt dazu nicht eben viel Material vor, da nur an wenigen Punkten eine wirklich planmäßige Erforschung der Süßwasserwelt über einzelne Tiergruppen hinaus, wie die Weichtiere, durchgeführt ist. Zu den gründlichsten gehören jedenfalls die Leistungen STUHLMANN's an der Südostküste Afrikas gegenüber von Sansibar, von denen freilich später erst die monographischen Bearbeitungen erscheinen können; aber die vorläufigen Berichte geben prächtige Aufschlüsse (95). Das wichtigste Resultat, das er aus seinen Beobachtungen zieht, ist das einer derartigen Übereinstimmung der tropischen afrikanischen Süßwasserfauna mit der unsrigen, dass man beide einfach mit einander vertauschen könnte. Die besonderen Formen liegen in den höheren Typen; die Welse, Cyprinodonten, Ampullarien und Melanien sind tropisch, aber je tiefer man auf der tierischen Leiter hinabsteigt, desto größer wird die Übereinstimmung. Einige charakteristische Formen allerdings fehlen, so die Dendrocoelen, die Bryozoen, von denen *Fredericella sultana* noch bei Kairo gefunden wurde, *Asellus* und *Gammarus*, bei uns so recht hervorstechend, bekanntlich auch die fast auf die nördliche Erdhälfte beschränkten Urodelen, während *Dactylethra*, *Pyxicephalus* u. a. mit ihren Quappen ein neues Element bilden. (Ein *Gammarus* mit Augen kam nur in Brunnen von Sansibar vor.)

Im Einzelnen ist die Sache doch wohl nicht ganz so streng zu nehmen. Von Protozoen wird vielleicht am wenigsten neues zu erwarten sein, STUHLMANN giebt vorläufig eine Anzahl an, *Dactylosphaerium polypodium* und andere Amöben, Vorticellen, *Epistylis*, *Coleps*, *Ophryoglena*, von Flagellaten *Peranema trichophorum* (bisher von Europa, Nordamerika und Ostindien bekannt), *Volvox* u. a. Von Schwämmen *Potamolepis* (mit Gemmulis ohne Amphidisken, nur mit brauner Chitinschale), ähnlich oder gleich der vom Congogebiet auf der anderen Seite des Continents, auch *Spongilla*, ebenso *Hydra*, Rotiferen zahlreich, z. B. *Conochilus volvox*. Von Nematoden nur eine kleine Rhabditisform; dagegen zahlreiche Oligochaeten und, wie es scheint, hier schon mehr neue Arten. Von Naiden *Pristina longiseta* und Naisarten, viele Species von *Dero*, *Aulophorus* in Sandröhrchen (vielleicht *Dero*), Tubificiden, wohl zwei neue Lumbricidengattungen, *Eudrilus* n. sp.; von Rhabdocoelen bestimmt *Stenostoma*. Mehrere Hirudineen. Ostracoden außerordentlich zahlreich, auch Copepoden; die Daphnien spärlich, doch wurde von *Moïna micrura* das bisher unbekannte Männchen entdeckt (eine interessante Thatsache). In

Sansibar eine neue Limnadiaart, durch ihre Entwickelung merkwürdig. Wassermilben genug, *Hydrachna*, *Limnesia*, *Arrhenurus*. Dipterenlarven zahlreich, wohl *Chironomus*, in Röhrchen, eine schneckenartig gewunden, obgleich in demselben Bach keine Schnecken, jedenfalls eine Mimicry, die an anderer Stelle im Zusammenleben mit Schnecken entstand. Von Pseudoneuropteren werden Ephemeriden und Libellen angegeben, aber keine Perlen, auch keine Phryganiden. Von den Wasserkäfern werden nur Gyriniden verzeichnet, von unseren Wanzen nur Notonecten. Bei den Weichtieren ändert sich das Verhältnis. *Physa* (oder *Bulinus?*) und *Planorbis* zwar finden sich in kleineren Formen, stechen aber nicht hervor, vielmehr Ampullarien und Melanien. Paludinen sollen da sein; unter den Muscheln treffen wir nur die äthiopischen *Aetheria* und *Spatha*. Von Fischen stimmt nur *Anguilla* und *Petromyzon* generisch mit unseren überein, alle übrigen sind unserer Fauna fremd, höchstens ist als mariner Einwanderer noch ein *Gobius* zu nennen. Als neues Element kommen die Telphusen hinzu.

Im Ganzen wird man erwarten dürfen, dass so ziemlich überall auf der Erde dasselbe Verhältnis statt haben wird; d. h. die niederen Süßwasserformen stellen die meisten Kosmopoliten, und diejenigen, welche die meisten Verbreitungsmittel haben, entweder als Anhängsel im beweglichen, oder als Cysten im ruhenden Zustand, gehen als Arten am weitesten. Die der passiven Migration weniger zugänglichen, wie die Oligochaeten, Weichtiere und Fische, lösen sich durch vicariierende Arten oder Gattungen ab. Unter den Strudelwürmern ist z. B. *Mesostoma Ehrenbergi*, das aus der ganzen nördlichen gemäßigten Zone bekannt war, durch Kennel auch in den Tropen auf Trinidad nachgewiesen, eine Folge seiner Dauereier. Bei den Fischen haben wir schon oben mancher merkwürdigen Thatsachen ganz zerstreuten Auftretens an entfernten Orten gedacht, wie bei den Umberfischen und Stinten. Hier sind die Ursachen der Verbreitung jedenfalls noch nicht klar. Dass Wanderfische, wie die Lachse, zu einer größeren Verbreitung neigen, als solche, die in Seen Standquartier nehmen, ist erklärlich. Unter den letzteren sind die Coregonusarten der Alpenseen, die sich so außerordentlich schwer unterscheiden lassen und vielleicht noch variierend in einander übergehen, beredte Beispiele für die Einwirkung der Isolierung im Gegensatz zu den aktiv oder passiv beweglichen Formen. Ein anderes Beispiel hat Moritz Wagner betont, zwei kleine Siluridenspecies aus der Gattung *Pimelodus*, Prenadilla der Eingeborenen, die sich auf dem Hochlande von Quito streng nach der Wasserscheide der Anden sondern (120).

In Bezug auf die niederen Tiere muss wohl auf einen Punkt hingewiesen werden, der uns das vorhin ausgesprochene Urteil noch zu beschränken zwingt. Die Tierwelt des süßen Wassers ist sehr unscheinbar, sowohl nach Größe, als noch mehr nach Färbung, sie steht darin jedenfalls gegen die des Landes, aber auch gegen die des Meeres zurück; gegen die Landfauna könnte sie höchstens im hohen Norden einigermaßen im Vorteil sein, insofern als dort weiß und dunkel als Verber-

gungsmittel oder Wärmeschutz vorherrschen; immerhin genügt die spärliche Insektenwelt, um, auch ohne besonders lebhaftes Colorit, die potamophile Fauna zu übertreffen, im Meere sind manche Pteropoden, wie *Clione*, oder Quallen, wie *Cyanea*, ebenso Krebse und Tunicaten lebhaft gezeichnet. In den Tropen steht die bunte Welt des Urwaldes und der feenhafte Farbenschmelz der Korallenriffe dem gleichmäßigen Kleid der Süßwassertiere gegenüber. Dieses zeigt zumeist, wenn es nicht etwa, pelagisch, ganz farblos ist, matte Chitinfarben, z. B. eine Libellenlarve gegenüber der bunten Imago. Ausnahmen bestehen nicht viele, die Schmuckfarben mancher Daphniden, noch mehr der Fische, im Dienste des Geschlechtslebens, und dann ein häufiges Rot, wie Copepoden, Daphnien, Chironomuslarven, Tubificiden u. s. w., worauf wir später zurückkommen. Diese Eintönigkeit der Farbe aber mag leicht das wirkliche Gleichmaß der verschiedenen Süßwasserfaunen überschätzen lassen. Ebenso schwierig dürfte eine andere Frage zu beantworten sein, nämlich die Verbreitung der Süßwassertiere nach den Zonen. Es ist zwar sicher, dass nach den Tropen zu, wie bei allen Typen, sich ein immer größerer Reichtum entfaltet; aber wie es scheint, ist dieser Reichtum doch wesentlich verschieden von dem auf dem Lande und im Meere. Für die letzteren beiden gilt es als feststehend, dass nach dem Gleicher zu die Anzahl der Arten bis ins Ungeheuerliche anwächst, auf Kosten der Individuen, die nach den Polen zu sich anhäufen. Fraglich kann es höchstens bleiben, wie das hohe Meer sich stellt, von dem gleichfalls, wie in höheren Breiten, das herdenweise Auftreten vieler, namentlich niederer Tiere bekannt ist. An den Küsten nimmt der Reichtum des Lebens nach Artenfülle sicherlich erstaunlich zu. Anders, wie es scheint, die Süßwasserwelt; die Wärme macht auch hier sich geltend, so dass eine ganz neue Reihe von Tieren erscheint, Telphusen, Weichtiere und zahlreiche Fische. Die übrigen aber scheinen nach dem, was bis jetzt festgestellt, keineswegs, soweit es die alte typische Fauna anlangt, besonders gattungs- oder artenreich zu sein; vielmehr sind diese Tiere, Rhizopoden, Flagellaten, Infusorien, Oligochaeten, Rotiferen, Branchiopneusten, Wasserinsekten, Kleinkrebse und Branchiopoden, gleichmäßig über die ganze Erde verteilt, höchstens gegen die Pole hin wohl abnehmend; ein Beweis entweder für ihre große Expansionsfähigkeit oder für ihr geologisches Alter oder, was am wahrscheinlichsten, für beides. Die Dyticiden und Hydrophiliden, sowie die potamophilen Strudelwürmer, scheinen sogar in der gemäßigten Zone, d. h. bei der Verschiebung der Landmassen gegen den Nordpol, auf der nördlichen Erdhälfte beträchtlich vorzuwiegen.

Die Verbreitungsmittel haben wir z. gr. Teil besprochen. Die meisten, die uns hier zunächst angehen, führen durch die Luft, und zwar entweder adhärierend oder durch den Wind. Der Wind ergreift natürlich am meisten die kleinen Objecte, die in den ephemeren Tümpeln im Sommer mit austrocknen, namentlich Cysten und Eier, auch die verschlossenen Cypriden mögen in Betracht kommen, vielleicht auch

kleine Muscheln, wie Pisidien. Dass aber Wirbelwinde, Stürme, Wind- und Wasserhosen gelegentlich viel mehr und größere Formen aufheben und einen Tierregen veranlassen, ist bekannt genug. R. CREDNER, auf dessen Arbeit »über die Beweise für den marinen Ursprung der als Reliktenseen bezeichneten Binnengewässer« wir im folgenden wiederholt zurückgreifen müssen, hat einige angeführt (121). »So wurde in Oldenburg im Jahre 1806 ein Krabbenregen beobachtet; ein Muschelregen in Monastereen in Kildare, ein Heringsregen in England und Schottland; andere Fischregen fielen in Hannover, im badischen Schwarzwald, bei St. Petersburg, besonders häufig in Indien; ein Regen von *Esox lucius*, *Perca fluviatilis, Cyprinus, Gasterosteus* und anderen Süßwasserfischen vollzog sich in der Nacht vom 29. zum 30. Juni 1841 in der Uckermark bei Jagow«.

Immerhin können derartige Katastrophen höchstens ganz gelegentlich eine partielle Übertragung von einem Gewässer ins andere zur Folge haben. Für regelrechte Luftreisen, oder gar für einen dauernden Aufenthalt auf dem Lande bis zur nächsten Überschwemmung etwa sind die hier angeführten Tiere sämtlich zu wenig vorbereitet. Dazu gehört allmähliche Anpassung. Und in der That wird man nicht zweifeln dürfen, dass alle die Formen, von denen man eine passive Migration durch Vögel und Wasserinsekten, so wie durch den Wind anzunehmen sich berechtigt glaubt, sämtlich einen gewissen Grad des Austrocknens vertragen; denn schwerlich ist irgend eine der kleinen Cystenkapseln, der dünnen Chitinhäute u. dergl. dicht genug, um die Diffusion und Verdunstung des Wassers ganz zu verhindern. Scheinbar wäre der Schritt von hier bis zum Landtier nur ein ganz geringer, es brauchte nur die Organisation sich noch ein wenig zu ändern oder es brauchten, um die Hauptsache zu nehmen, bei den durch die gesamte Haut atmenden niederen Tieren wenigstens nur etwa die Bewegungsorgane für die Locomotion auf dem Lande stark genug zu sein, um auf feuchtem Boden die massenhaft ausgesäten Wesen als terrestre weiter leben zu lassen. Aber auch wohl nur scheinbar. Es ist sehr unwahrscheinlich, dass auf diese Weise ein echtes Landtier entstanden sei. Ganz gewiss ist durch die Fähigkeit, temporär und zwar oft sehr lange, den Aufenthalt in der Luft zu ertragen, eine Stufe auf dem Wege zur terrestren Lebensweise überschritten, aber auch nur eine Stufe, die nicht weiter führt. Die wahre Schöpfung geschieht, den Principien der Entwickelungslehre gemäß, sehr allmählich und nur vom Wasser aus in die nächste feuchte Umgebung, und von da sehr langsam weiter; ganz in Übereinstimmung mit der Thatsache, die wir früher fanden, dass nur sehr wenige Gruppen den Weg direkt vom Meere aufs Land genommen haben, weil die Erwerbung der salzfreien (oder salzarmen) Körperflüssigkeit nur sehr allmählich durch Gewöhnung an das Süßwasser geschehen konnte.

Wenn aber die genuine oder alte Süßwasserwelt die Wurzeln enthält, aus denen viele Landtiere hervorgingen, dann ziemt es sich hier, auch der Nachzügler zu gedenken, welche für eine spätere Anpassung an das Landleben möglicherweise die Grundlage abgeben.



Sechstes Capitel.

Die Süfswasserfauna (Fortsetzung).

B. Die jüngere Süfswasserfauna.

Tiere, die ihrem Habitus und dem Aufenthalt ihrer nächsten Verwandten innerhalb der Art, Gattung oder Familie nach marin zu sein scheinen und trotzdem im süßen Wasser gefunden werden, bezeichnete man gemeinhin als Relikten, indem man annahm, dass sie früheren Salzgehalt ihrer Wohnorte beweisen. R. Credner ist, wie mir scheint, mit Recht gegen diese Auffassung aufgetreten, indem er wenigstens für sehr viele, ja für die Mehrzahl der Fälle wahrscheinlich zu machen dachte, dass es sich um eine freiwillige oder durch Verschleppung bedingte Gewöhnung von Seetieren an potamophile Lebensweise handelt (121). Für uns kann es gleichgültig sein, auf welche Weise die Seetiere ins Süßwasser kamen, für uns handelt es sich nur darum, die Nachdringlinge festzustellen, welche die Süßwasserfauna durch Zuzug vom Meere her zu bereichern sich anschicken. Auf die Wege und Bedingungen werden wir später zurückkommen.

Es scheinen, wie früher erwähnt, nur wenige Tierklassen ganz vom Süßwasser ausgeschlossen, die Brachiopoden, Tunicaten, Gephyreen, Cephalopoden und Echinodermen. Unter allen diesen wird nur ein einziges Süßwasser ertragendes Manteltier, eine *Molgula* vom Dicksonhafen angegeben, ein Resultat der Nordenskiöld'schen Vega-Expedition (s. 121 und 122). Im Winter zwar hat dieser Hafen denselben Salzgehalt wie die Tiefe des karischen Meeres, im Sommer aber wird er durch das Schmelzwasser des Jenissei so ausgesüßt, dass Stuxberg nur noch 0,3 % Salzgehalt fand, und das muss man wohl füglich Süßwasser nennen. Die verschiedenen anderen Tiere, die dieselbe Aussüßung vertragen, Krebse, Muscheln u. a., verdienen doch nicht das gleiche Interesse. Die übrigen mögen einer kurzen Uebersicht unterzogen werden.

Von Protozoen scheinen zwar eine ganze Menge in beiden Medien vorzukommen, verhältnismäßig wenig aber, die normal in der See leben, können auch als marine Relikte im Süßwasser gelten. So sind unter den hypotrichen Infusorien die Euplotiden vorwiegend marin, nur das Genus *Euplotes* hat auch Süßwasserarten oder vielmehr solche, die auch im Süßwasser vorkommen. Im Allgemeinen ist es wohl nicht leicht, auf dieser Stufe zu entscheiden, wo der Hauptlummelplatz liegt.

Von Spongien ist einmal die Entstehung der Spongillen von den häufig ins Brackwasser eindringenden Renieren bereits erwähnt. Von den vier Arten der Lubomirskien im Baikalsee ist aber die *L. baicalensis* deshalb besonders bemerkenswert, weil sie auch im Meere

vorkommt, da sie von Benedict Dybowski am Strande der Behrings- und Kupferinseln entdeckt wurde.

Unter den Cnidarien sind nur sehr spärliche Beispiele meist erst in neuerer Zeit bekannt geworden. So beobachtete Sedgewich im Juni 1881 in einem Süßwasseraquarium 4 Exemplare einer kleinen Actinie, in jeder Beziehung ähnlich den See-Anemonen. Die *Cordylophora lacustris* ist durch ihre ganz modernen Wanderungen berühmt genug; zuerst 1854 in den Grand Canal Docks bei Dublin und in Belgien entdeckt, ist sie seitdem in der Seine bis Paris vorgedrungen und in den Süßwasseraquarien des Jardin des Plantes gemein, in Deutschland aber hat sie nicht nur die Havelseen, sondern selbst den sogen. salzigen See bei Eisleben (0,1—0,8 % NaCl) bevölkert. Auffälligerweise war sie in letzterem am 24. Juni 1888 nicht wieder zu finden. Auch 1889 wurde sie durchweg an den alten Fundstellen vermisst, wie wir sie ebenso im letzten Sommer vergeblich suchten. Sollte sie im Rückzug begriffen sein? Auch der merkwürdige Parasit der Störeier in der Wolga, den Ussow beschrieb, *Polypodium hydriforme*, gehört wohl hierher. Stromabwärts nimmt die Infektion zu, ein Beweis für marinen Ursprung. (332.)



Fig. 67. Stock von *Cordylophora lacustris*. In nat. Gr.

Aehnlich wie mit der Actinie geht es mit einer Qualle (*Limnocodium Sowerbyi*) in einem Süßwasserbassin des Regent Parks in London, in dem Victoria regia gezogen wurde. Sie scheint ihre nächsten Verwandten in der *Aglauropsis* der brasilianischen Küste zu haben; indessen ist sie empfindlicher gegen Seewasser, als die marinen gegen süßes. Neuerdings ist die sesshafte Generation dazu gefunden (376). Böhm dagegen fand eine andere Qualle mitten im Binnenlande, im Tanganyika-See. Weniger auffallend nach dem Vorkommen ist die kleine Qualle, die Kennel massenhaft in den kleinen Strandseen der Ostküste von Trinidad traf (119), ganz im Süßen nach Geschmack und Pflanzenwuchs. Die *Cosmetira salinarum* du Plessis in dem Kanal bei den Salinen von Cette gehört wenigstens insofern hierher, als das Wasser nach den Jahreszeiten in seinem Salzgehalt außerordentlich schwankt. Vorübergehend war wohl nur das Auftreten der *Callirhoe Basterana* im Süßwasser bei Harlem anno 1762, wiewohl sich Exemplare sechs Wochen lang im Süßen hielten in Gefangenschaft. Haeckel's *Crambessa Tagi* endlich ist bekannt genug, dieses große Tier, das im Tejo bei Lissabon bis in das rein süße Wasser hinaufsteigt. Von Lendenfeld hat eine zweite Art *mosaica* hinzugefügt, und neuerdings Stuhlmann eine

vom Quillimane, wo sie, wahrscheinlich um zu laichen, die dicke schwarze Brühe aufsucht.

Von den Turbellarien wurde *Plagiostoma Lemani* von den Schweizerseen, sowie vom Starnberger- und Peipussee schon oben genannt; aber auch eine andere Form der Alloiocoelen, *Monotus morgiensis* Dupl. ist in verschiedenen Schweizerseen, dem Peipussee und (*Monotus relictus*) im Koppenteich aufgefunden. Man mag darauf hinweisen, dass die Monotusarten gerade in der Brandungslinie unserer nordischen Meere hausen, von wo eine Verschleppung leicht möglich ist, während das Vorkommen in der Tiefe der Seen umgekehrt auf Relikte zu deuten scheint.

Nemertinen wurden vom Palaeotomm-See in Mingrelien, der aber bei Weststürmen über die niedrigen Alluvionen Seewasser vom Schwarzen Meere her erhält, genannt. Stuhlmann aber fand eine kleine Art im Kingani bei Bagamoyo. *Tetrastemma aquarum dulcium* Sill. ist die verbreitetste Form.

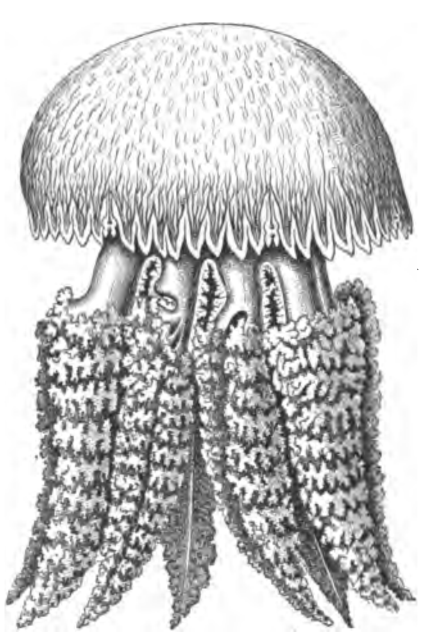


Fig. 68. *Crambessa Tagi.* 1/4. (Aus Leunis.)

Chaetopoden sind es sehr wenige; die Nereïs-Arten vom Palaeotomm-See kommen wieder erst in zweiter Linie, in erster die von Leidy entdeckte Serpulide *Manayunkia speciosa* im Schuylkill-Flusse bei Fairmont (Philadelphia) und die kleine Nereide, die Kennel massenhaft unter echter Süßwasserfauna in den kleinen Strandseen von Trinidad antraf, und die *Lumbriconereis* auf derselben Insel, wo sie im Ortoire-Fluss acht engl. Meilen von der Mündung im reinen Süßwasser lebt, bis wohin auch zur Zeit des niedrigen Sommerwasserstandes die Salzflut nicht mehr dringt.

Die Bryozoen sind strenger, wie es scheint, in halo- und potamophile getrennt. Nur aus Südostasien, das auch unsere gemeinen Gattungen *Plumatella*, *Paludicella* und *Lophopus* beherbergt, sind marine Eindringlinge bekannt. »1858 constatierte Curtis das Vorhandensein einer höchst merkwürdigen flustraartigen Bryozoe (*Hislopia*) bei Nagpoor in Indien, während Jullien im Jahre 1880 eine zweite eigenartige Gattung (*Norodonia*) aus China und Cambodja bekannt machte« (59). Als eine Brackwasserform, ohne Statoblasten, muss *Victorella pavida* gelten, jenes kleine Bryozoon, das, erst 1870 entdeckt, noch wenig Fundorte hat, Victoriadocks bei London, Regents Canal, Surrey Canal und in Deutschland den Ryckfluss, bei Greifswald. Das Gleiche muss aber auch von

der *Paludicella* behauptet werden, die den systematischen Zusammenhang unserer einheimischen Gattungen durchbricht.

Die Kruster stellen ein großes Kontingent.

Unter den Cirripediern werden oft einzelne Balaniden angeführt; doch handelt es sich bei ihnen vorwiegend um Brackwasser oder nur zeitweiliges Ertragen des Süßen; charakteristisch dagegen sind die kleinen Seeeicheln, die Eichwald am Cephalothorax des Flusskrebses im Dniestr fand, wo sie den Strom hinaufgewandert waren.

Unter den freilebenden Copepoden ist *Limnocalanus macrurus* Sars als Relikt der skandinavischen Seen bekannt; den parasitischen wird ein Wechsel des Mediums wohl häufig genug von ihren Wirten aufoctroyiert. So wandert *Lepeophtheirus salmonis* Kröyer, ein Caligide, mit seinem Wirt, dem Lachs, hoch in die Flüsse hinauf, ähnlich *Lepeophtheirus sturionis*, *Lernaeopoda stellata*; *Caligus rapax* haust zwar vorwiegend auf Seefischen (Haien, Triglen, *Cyclopterus* u. a.), aber auch auf *Salmo lacustris*. Eine *Lernaea*, deren Gattungsverwandte alle marin sind, schmarotzt auf dem blinden *Amblyopsis spelaeus* der Mammuthhöhle; eine andere Lernaeide, *Penella*, haust in der Laguna de Bay auf Luzon.

Ob die weitverbreiteten Cladoceren *Leptodora hyalina* und *Bythotrephes longimanus*, die der Verwandten im Süßwasser entbehren, deshalb notwendig marinen Ursprungs sind, ist eine Frage, die wenigstens noch nicht sicher beantwortet wurde.

Unter den Ostracoden gelten *Acanthopus**) *resistens* und *elongatus* Vernet aus der Tiefe des Genfer See's, *Cythere lacustris* von Skandinavien, *Cythere albomaculata* und Limnicythere-Arten von den britischen Inseln als Meeresrelikte.

Die Isopoden liefern zahlreiche gute Beispiele. Von Krebsschmarotzern jener *Bopyrus ascendens* Semper's, der in der Kiemenhöhle eines *Palaemon* auf den Philippinen bis über 1000 m in reißende Gebirgsbäche aufgestiegen war; ähnliche in Indien; die Verwandten sind sämtlich marin. Mit Fischen von den marinen Cymothoiden die *Cymothoa amurensis*, die Gerstfeldt auf einem Süßwasserfisch im Amur, und *C. Heuseli* Mart., die Heusel an einem Chromiden im Rio Cadea in Brasilien fand. Ferner *Ichthyoxenos Jellinghausi* Herklots aus Java und *Livoneca daurica* Miers aus Sibirien von Flussfischen, sowie drei Aega-Arten, deren eine v. Martens im Binnenlande von Borneo, deren zweite Semper im Süßwasser der Palau-Inseln und deren dritte Kennel im Süßwasser des erwähnten Ortoire-Flusses auf Trinidad über 8 engl. Meilen von der Mündung entfernt fanden (so dass mit der Entdeckung dieser Gattung im Süßwasser zugleich die Namen dreier um die Erforschung der Reliktenfaunen sehr verdienten Männer sich verknüpfen). v. Martens fand ferner das *Sphaeroma fossarum* in den pontinischen Sümpfen mit einer normalen Süßwasserfauna zusammen (*Planorbis*, *Physa* etc.), 15

* Hat der Name *Acanthopus* Berechtigung, da derselbe von de Haan bereits für ein Brachyurengenus verwandt wurde? (s. 104 S. 513).



ital. Meilen von der Küste entfernt (die nächstverwandte Art ist das mediterrane *Sph. granulatum*), zwei weitere Arten bei Yokohama in den Gräben der Reisfelder und auf Singapur; hieran sich anschließend die *Monolistra coeca* Gerstf. »in der Tiefe der Höhlen von Cumpole und Podpéc, sowie in der untersten Grotte von Luëg in Inner-Krain«. *Idotea* (*Glyptonotus*) *entomon*, gemein an den europäischen Küsten, zumal der Ostsee, gilt als Relikt im Wetter-, Mälar- und Ladoga-See, lebt aber auch im kaspischen Meere, ist im sibirischen Eismeere (»in dem Sunde zwischen dem sibirischen Festlande und den neusibirischen Inseln«) außerordentlich häufig, gehört zu den Tieren, die im salzschwankenden Dicksonhafen vorkommen, und wandert in die Mündungen des Ob und der Petschora und weit in den Jenissei hinein. *Idothea lacustris* ist auf Neuseeland das potamophile Gegenstück; *Cleantis linearis* und *Chaetilia ovata* leben in Patagonien im Rio negro, und endlich verzeichnet R. Credner noch zwei Brunnenarten von Neuseeland.

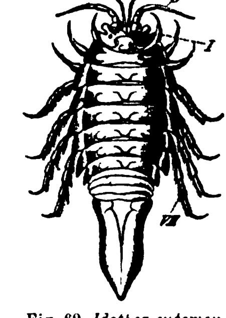


Fig. 69. *Idothea entomon.* *a* erster, *b* zweiter Fühler, *I* erstes, *VII* siebentes Brustbein. (Aus Leunis.)

Von Amphipoden gilt *Gammaracanthus loricatus* Sab. als ein Relikt in den Seen Skandinaviens und Finlands; *Protomedeia pilosa* und *Corophium longicorne* leben im Geserich-See bei Deutsch-Eylau, letztere Art auch im kaspischen Meere; acht Species von *Allorchestes* bewohnen den Titicaca-See, andere hausen in Quellen an den Cordillerenabhängen, *Orchestia Chevreuxi* ist eine von J. de Guerne neuerlich in der Caldeira von Fayal (Azoren) aufgefundene Art. Pontoporeia-Arten hausen in den großen canadischen Seen, und darunter die *P. affinis* zugleich in denen von Skandinavien und Finland. Eine besonders localisierte Form ist *Gammarus Veneris* Kr., den Dr. Kotschy in Cypern, und zwar in der Venusquelle bei Hierokipos, 50′ über dem Meere, entdeckte. Er »stimmt seinem Bau nach mit *G. marinus* überein und ist nach Heller offenbar ein *G. marinus*, der, vom Meere abgeschnitten, jetzt im Süßwasser leben muss und den neuen Lebensbedingungen entsprechend sich verwandelte.« »Von der Gattung *Amphithoe*, in der Nordsee und im Mittelmeer nicht selten, im Süßwasser Europas aber nicht vertreten, lebt *A. muricata* in der Angara in Sibirien, und *A. dentata* Say in freshwater marshes in Südcarolina. Ein *Crangonyx*, von welchem Geschlecht Gerstäcker mehrere Süßwasserarten anführt (*C. subterraneus* aus einem Brunnen in England, *C. recurvus* aus den Vrana-See auf Cherso, *C. antennatus* aus der Nickajack-Höhle in Tennessee, zwei Species aus dem Süßwasser Nordamerikas) lebt (*C. compactus*) mit *Calliope subterranea* und *Gammarus fragilis* sowie mit den oben erwähnten Isopoden *Cruregens* und *Phreatoicus* in den Brunnenwassern des Districts North-Canterbury auf Neuseeland. Nach Chilton sind diese Formen aller Wahrscheinlichkeit nach mariner Abstammung. Von *Calliope* lebt eine zweite Species, *C. fluviatilis*, ebenfalls in dem Süßwasser Neuseelands« (121).

Auch unter den Schizopoden tritt wieder Neuseeland der nördlichen Hemisphäre parallel gegenüber, *Mysis oculata* var. *relicta* aus den canadischen, skandinavisch-finnischen Seen und dem kaspischen Meere, und *M. Meinertzhageni* vom Waimarama-See auf Neuseeland, dazu jene Mysiden, die KENNEL auf Trinidad im Süßwasser trefflich gedeihen sah.

Von langschwänzigen Decapoden gehen Penaeusarten ins Süßwasser, *P. brasiliensis*, normal ein Meeresbewohner von der Küste der südlichen Vereinigten Staaten bis Brasilien, steigt hoch in die Flüsse hinauf; zwei Arten leben im Sutledj und seinen Nebenflüssen am Fuße des Himalaya. Ein *Palaemon* im Süßwassersee an der Polarisbai auf Grönland. Von *Palaemon* nur durch den Mangel des Oberkiefertasters verschieden ist *Palaemonetes*, dessen Arten im Brack- und Süßwasser von Europa und Amerika leben; in Europa ist es nur *P. varians*, der, was höchst interessant, im Norden nur brackisch lebt, im Süden nur in Seen, Teichen und Bächen, bei Venedig, bei Padua, bei Pavia, in Dalmatien, auf Korfu, in Ägypten. Ob es in Portugal derselbe ist, der den Mondego bei Coimbra bewohnt, weiß ich nicht bestimmt. Im Jornal de Sciencias math. von 1873 wird *Palaemon antennarius* im Rio d'Aveiro angegeben. Einen kleinen *Palaemon* führt STUHLMANN aus dem Nil bei Kairo an. *Troglocaris Schmidtii* ist eine der Charakterformen, die JOSEPH in den Krainer Tropfsteingrotten auffand (123).

Endlich sind eine Anzahl mariner Brachyuren bekannt aus dem Süßwasser, *Hymenosoma lacustris* auf dem Pupuke-See auf Neuseeland, andere Arten fand SEMPER auf den Philippinen und bei Canton; *Varuna literata* aber fing er »in ganz identischen Exemplaren auf hohem Meere am Fucus, in den Aestuarien der Philippinen im Brackwasser sowie in ganz reinem Süßwasser hoch oben im Lande auf Luzon, sie lebt auch im See Taal.« Andere Beispiele von Grapsusarten u. verw. hat VON MARTENS zusammengestellt.

Molluskengattungen, deren Arten gleicherweise im Süßen wie Salzigen leben, sind sehr beschränkt, nämlich nur einige Prosobranchier und auch da bloß Kammkiemer, und zahlreichere Muscheln. Im allgemeinen scheint hier die Süßwasserfauna viel fester abgeschlossen als bei den Krebsen. Dass *Purpura lapillus* in einem Süßwassersee der Hebrideninsel Yell vorkommen soll, bedarf vielleicht noch der näheren Untersuchung, bezüglich des *Buccinum reticulatum* vom Kara-Nasib aus dem Donaudelta ist zu bedenken, dass dieses Binnenwasser stark salzhaltig ist, daher die Schnecke, wiewohl außerhalb des Meeres, doch nicht unmittelbar hierher gehört. Ähnliche Bewandtnis hat es wohl mit einigen anderen Saharaschnecken, *Cypraea moneta* bei Timbuktu, *Cerithium conicum* aus der Oase Sinah. *Limnotrochus Thomsoni* Smith vom Tanganyika hat das Gepräge eines echten *Trochus*, *Syrnolopsis lacustris* Smith ebendaher hat mit der marinen *Syrnola*, einer Pyramidellenform, große Ähnlichkeit. Viel auffallender und wirklich einzig dastehend ist dagegen eine *Natica*. »Neben den vielen — gegen zweihundert — seebewohnenden Arten ist eine, *Natica helicoides*, zugleich als See- und

Süßwasserbewohner bekannt geworden. Zuerst im Inneren von Neuspanien entdeckt, ist sie dann an der peruanischen Küste in einer Tiefe von dreißig Faden gefunden« (52. X S. 265). Wenn eine Anzahl von Vorderkiemern zu den Neueinwanderern im süßen Wasser zählen dürfen, dann sind sie unter jenen kleinen Geschöpfen zu suchen, die man vorläufig als Hydrobiiden zusammenfasst und die wir oben entsprechend charakterisiert haben. Es ist wohl möglich, dass gerade sie einige Formen enthalten, von denen noch nähere Kenntnis den marinen Ursprung nachweisen wird. Von der *Hydrobia baltica* des Vaterlandes wissen wir, dass sie am salzigen See bei Eisleben, zum mindesten subfossil, vorkommt; die verschiedenen Bithynellen aber sind in ihren Beziehungen zu den marinen Hydrobien noch wenig aufgeklärt (s. z. B. 124). Eine minutiöse *Hydrobia*, noch dazu jugendlich und unsicher, beschreibt DE GUERNE aus der Tiefe des Kratersees von Sete Cidades auf S. Miguel, der Haupt-Azoreninsel.



Fig. 70. *Hydrobia baltica*. (Nach CLESSIN.)

Bivalven wechseln, wie es scheint, das Wasser leichter als Schnecken, vielleicht, weil sie leichter passiven Transportes fähig sind. *Cardium edule* gehört wohl, da es an verschiedenen Stellen der Sahara in Wassern von wechselndem Salzgehalt vorkommt, hierher, vielleicht ist es Relikt. *Mytilus* und *Adacna* leben auf den Orkney-Inseln im Loch of Stenness. »*Mytilus* wurde von GAY neben Solen zusammen mit Süßwasserampullarien bei Rio beobachtet, auch von ARNOLD in einem Teiche in Guernsey, dessen Wasser im Winter süß war, und auch im Sommer nur »$^1/_6$ Meerwasser« enthielt, mit *Ostrea* gezogen. SEMPER berichtet von einer Auster, welche in dem Flusse Cumalaran auf Basilan im Süden von Mindanao an Stellen lebt, wo das Wasser ganz süß ist.« Zur Flutzeit zwar von brackischem Wasser umspült, hatte sie doch auch während der Ebbe im stark strömenden Süßwasser ihre Schalen geöffnet. »Mächtige Bänke von Mytilaceen in allen Altersstufen dicht aufeinander geschichtet« fand KENNEL auf Trinidad im Ortoire an Stellen, wo er beständig rein süßes Wasser führte. »*Arca scaphala* Bens. lebt bei Hummerpoor am Junma 1000 engl. Meilen vom Meere entfernt.« *Adacna plicata* und *edentula* hausen im Yalpuk-See, im nördlichen Teile des Donaudeltas, mit süßem Wasser, *Adacna colorata* lebt in Don und Wolga, das Mactridengenus *Gnathodon* (*Rangia*) im Süßwasser am Golf von Mexiko, das Tellinidengenus *Galatheu*, das von FISCHER den Cyreniden zugezählt wird, im Nil und in den Flüssen Westafrikas. Bohrmuscheln sind wiederholt im Süßwasser beobachtet. »*Pholas* (*Martesia*) *rivicola* Sow. wurde im Süßwasser des Flusses Pontri, 12 engl. Meilen oberhalb der

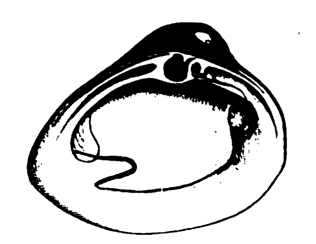


Fig. 71. *Rangia* (*Gnathodon*) *cyrenoides*. (Aus FISCHER.)

Mündung in schwimmendem Holze gefunden.« KENNEL fand eine kleine *Pholas* im Ortoire ähnlich wie jene *Mytilus*. Von Teredinen leben *Nausitora Dunlopei* Wright und *Teredo senegalensis* Blainv. in den Strömen Indiens und Javas, und noch neuerdings hat GARDNER auf das Vorkommen von *Teredo nausitoria* im Flusse Comer in völlig süßem Wasser hingewiesen (125).

Von Fischen ist es natürlich entsprechend dem hohen Schwimmvermögen, eine sehr große Zahl, welche in das Süßwasser einzudringen bestrebt ist. Man könnte mit den Wanderfischen beginnen, von denen Lachs und Aal die Gegenpole einer Reihe darstellen, die Lachse mit dem Jugendleben in den Quellflüssen, die Aale mit der Fortpflanzung im Meere. Wohl schätzt man häufig ihre Herkunft und eigentliche Heimatsberechtigung nach ihrem Geburtsschein und nennt den Lachs einen Süßwasser-, den Aal, von dem die Männchen gar nicht in die Flüsse hinaufsteigen, einen Seefisch. Erinnert man sich aber der Vermutung, die STUHLMANN von den Crambessen äußert, und die durch das Verhalten sehr vieler Küstenfische bestätigt wird, dass sie zum Laichen in das Süß-

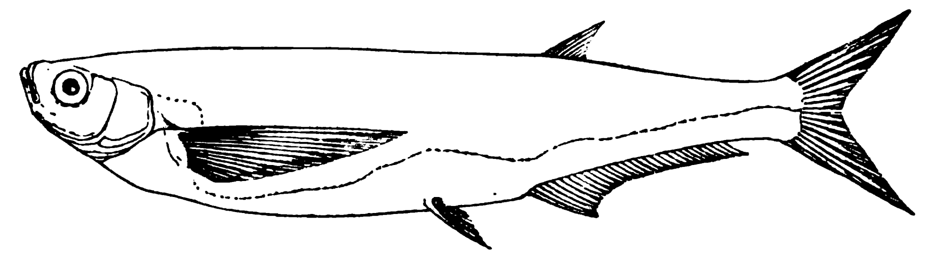


Fig. 72. *Pelecus cultratus*. (Nach MÖBIUS und HEINCKE.)

wasser kommen, dann ist es sehr fraglich, ob der Lachs nicht auch zu den Seefischen zu zählen sei, seiner ersten Heimat nach. Bei den einheimischen Wanderfischen ist die Entscheidung schon oft genug erschwert. Unter den Weißfischen ist der Sichling, *Pelecus cultratus*, vorwiegend ein Seefisch, aus der östlichen Ostsee und dem schwarzen Meere, der in den Flüssen laicht, aber doch nur selten sich in der Donau bis Bayern verirrt, also noch ganz unter dem Einfluss der Küste steht. Die Lachse haben in den verschiedenen Abteilungen so gut sesshafte Süßwasser- als Wanderfische (der Lachs, der Stint, Schnäpel, die Lachsforelle), nur die Äsche geht (als Gattung) nicht ins Meer. Maifisch und Finte (*Alosa vulgaris* und *finta*) sind als Clupeiden entschiedene Seefische; von den Petromyzonten gilt ein gleiches, wiewohl *P. marinus* und *fluviatilis* zum Laichen aufsteigen. Umgekehrt sind dagegen wohl die Störe zu beurteilen, die, trotzdem sie sich im Meere mästen, doch nach der Regel der Ganoidfische, wenigstens der recenten, als potamophil zu gelten haben.

Der Wandertrieb bildet aber die normale Handhabe, um Seefische zu Süßwasserfischen zu machen. *Platessa flesus* beginnt in unserem

Jahrhundert erst, mit immer größerer Regelmäßigkeit in Rhein und Weser aufzusteigen. Ein Aufsteigen bis in Seen oder in deren Quellflüsse kann dann leicht dazu führen, entweder dass der Fisch mit dem See seiner Ähnlichkeit mit dem Meere halber dauernd vorlieb nimmt, oder dass er im See bei mangelnder oder zu geringer Strömung den Ausweg nach dem Meere zu nicht wieder findet. So der Lachs des Baikalsees, *Salmo migratorius*, der zum Laichen bloß in die von Süden her zuströmenden Gewässer eindringt, nicht in die von Norden kommenden, um andererseits dauernd im See zu bleiben. Diese Beschränkung der Richtung deutet aber schon Pallas in dem zweifellos richtigen Sinne, dass der Fisch ursprünglich in nordsüdlicher Richtung aus dem Eismeere kam, wo er jetzt noch haust. Alle seine Nachkommen halten noch jetzt diese Richtung inne. Ähnlich haben sich verschiedene Salmen in den skandinavischen und canadischen Seen eingebürgert, *Trutta salar*, var. *relicta* Malmg., *Tr. lacustris* Sieb. Die *Finte*, *Alosa finta* ist im Gardasee, *Cyprinus agono* im Lago di Lugano sesshaft geworden.

In neuerer Zeit namentlich sind aber Fälle, dass Seefische im Süßen leben, genug bekannt geworden, so gut wie die Römer bereits aus

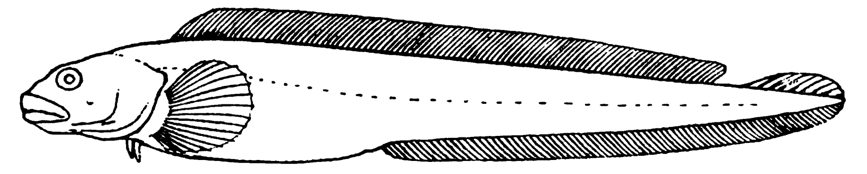
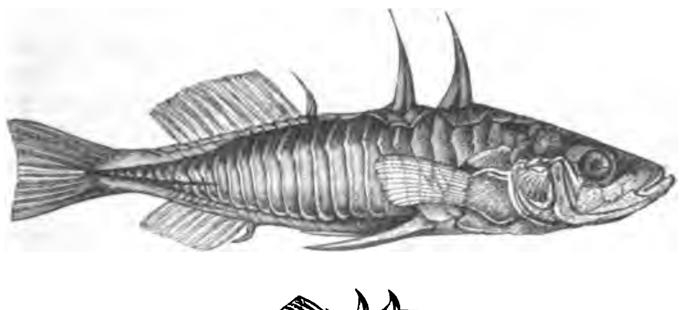


Fig. 73. *Zoarces viviparus*. (Nach Möbius und Heincke.)

culinarischen Interessen derartige Acclimatisationen vornahmen. R. Credner hat hauptsächlich die folgenden zusammengestellt nach v. Martens, Semper u. a. Von *Gobius*-Arten leben mehrere in den Süßwassern Europas, u. a. *G. fluviatilis* in Oberitalien, im Gardasee u. s. w., geradeso *Blennius vulgaris* Poll.; *Bl. varius* und *lupulus* im Tiberiassee; selbst der *Bl. ocellaris* steigt im Tiber hinauf. Ein anderer, früher von uns erwähnter Schleimfisch, *Zoarces viviparus*, ist schon in unserem Vaterlande weit im Süßwasser, nämlich bei Spandau erbeutet. Zwei Triglopsisarten bewohnen die großen canadischen Seen. *Atherina lacustris* lebt in den Seen Mittelitaliens, aber auch andere dieser stintähnlichen Seefische gehen in die Flüsse; ähnlich mediterrane Mugilarten, von denen in den Tropen mehrere beständig im Süßen bleiben. Von Scomberiden lebt ein *Thynnus* im See von Taal auf Luzon, *Monocirrhus polyacanthus* Heckel im Rio Negro in Südamerika, selbst »Schwertfische fand E. F. Hardmann hoch oben im Fitzroi River in Westaustralien im Verein mit Sägehaien und anderen kleinen Haien«. Von Sciaeiniden geht *Corvina nigra*, der Seerabe des Mittelmeers, in Brackwasser und Flüsse, *Otolithus senegalensis* in den Senegal. *Chrysophrys aurata*, die Dorade, lebt mit *Pagrus vulgaris* im untern Nil, *Chr. vagus* steigt im Sambesi bis Tete auf, *Chr. hasta*, eine der gemeinsten Arten der ostindischen und chinesischen Küsten, besucht

gleichfalls große Flüsse. In dem großen Landsee Danau-Sriang an der Westküste von Borneo, 40 geogr. Meilen von der Küste entfernt und völlig süß, leben nach von Martens eine *Belone*, eine *Engraulis*, ein *Tetrodon*, ein *Syngnathus* und *Datnioides microlepis* Bleeker, lauter Vertreter von marinen Gattungen, deren drei ja an unseren Küsten bekannt genug sind. Der ersteren nahe steht *Hemiramphus Comersonii*, den Peters im Licuare-Flusse im süßen Wasser beobachtete, eine andere Art im See von Taal auf Luzon. *Syngnathus*-Arten in Flüssen von Bengalen, Ostafrika und Algier; *Tetrodon* im Nil (s. oben) und *Diodon* in Flüssen Südamerikas, und marine Clupeiden *Pellona ditschoa* im Kingani-Fluss, *Pellonula vorax* im Senegal, ähnlich *Elops cyprinoides*, *Megalops* in der Laguna de Taal, bei Sansibar etc. Tropische Squamipennen gehen vielfach ins Süße, am bekanntesten der Schütze, von dem Meissner allerdings nachwies, dass er den Kopf beim Spritzen nicht aus dem Wasser erhebt (358). Der hochnordische *Cottus quadricornis* des Eismeeres bewohnt das Jenisseigebiet, die Newa, den Wetter- und Ladogasee. Auch Selachier fehlen nicht im Süßen, wiewohl sie nur innerhalb der warmen Länder einzuwandern befähigt erscheinen. Jene australischen sind schon genannt. Katzenhaie leben in den Flüssen Südamerikas; *Carcharias zambesensis* hat seinen Namen daher, dass ihn Peters im Sambesi traf, *Carch. gangeticus*, ebenso typisch für Süßwasser, in den Flüssen Indiens und im Tigris, *Carch. lamia* mit *Cestracion zygaena* im Senegal; in demselben *Pristis Parotteti*, und zwar ganz sesshaft nur im Süßwasser, derselbe Sägefisch, der hoch oben im Sambesi und im Mamomi-Fluss in Südamerika beobachtet wurde. Südamerika hat aber auch seinen potamophilen Zitterrochen *Narcine brasiliensis*; zwei Trygoniden, Taeniura-Arten, sind ebenfalls neotropisch, eine im Magdalenenstrome, die andere im Rio Cuyaba; ferner ein anderer Roche, der nach Schomburgk im Rio Branco haust. *Raja fluviatilis* drückt durch ihren Namen die Lebensweise aus. Endlich wird von Borneo aus dem Oberlaufe des Kapuas-Flusses ein Roche gemeldet. Aus unserer Fauna noch einer Gattung nicht zu vergessen, die wegen der Leichtigkeit, mit der sie den Wechsel des Salzes erträgt, berühmt ist, unsere Stichlinge. Trotz der starken Knochenstrahlen fossil noch nicht bekannt, also wohl sehr jung, sind ihre Arten noch jetzt durch Übergänge so vollkommen verbunden, dass der Stammbaum und die Ursachen der Umbildung bis ins Einzelnste verfolgt werden können, wie Heincke bewiesen hat (126). Die Stammart, *G. spinachia*, lebt nur im Meere. Sie hat vor der Rückenflosse die meisten freien beweglichen Rückenstacheln, typisch 15; die davon abgeleiteten Arten, die auch ins Süßwasser gehen, die eigentlichen Süßwasserstichlinge, *G. aculeatus* und *pungitius*, haben normal 3 und 9 Stacheln. Es lassen sich aber Exemplare von *aculeatus* auftreiben mit 4 Stacheln, und unter 10000 fand sich selbst einer mit einem Rudiment eines fünften; nähere Untersuchung ergiebt, dass die Zahl der Schilder, auf denen die Stacheln stehen, sogar bis 9 geht, dass aber für gewöhnlich zwei verschmolzen sind für die vergrößerten und

als Waffe brauchbareren Stacheln. Beim *pungitius* schwankt die Stachelzahl von 7 bis 12 und beim *G. spinachia* von 13 bis 16, so dass alle Zahlen vorkommen von 3 bis 16, allein mit Ausnahme der 6. Der Beweis, dass die Süßwasserstichlinge vom Seestichling abstammen, ist aber sehr vollständig, zumal auch für die starke Reduktion des *aculeatus* die Ursache klarliegt in der Vergrößerung der Stacheln zu wirksamerer Wehr. Bei den beiden Arten aber, die ins Süße gehen, lässt sich der Einfluss des veränderten Mediums sehr merkwürdig verfolgen. Der *G. aculeatus* hat eine größere Form mit langen Stacheln, bei der die seitliche Panzerung bis an die Schwanzflosse reicht (var. *trachurus*), und eine kleinere mit kurzen, gedrungenen, gezähnten Stacheln, bei der die Seiten des Schwanzes ungepanzert bleiben (var. *leiurus*). Übergänge zwischen beiden bilden die var. *semiarmatus* und *semiloricatus*. Die var. *trachurus* ist nun die Salzwasser-, *leiurus* aber die Süßwasserform. Bei England lebt der große Stichling nur im Meere, daher dort die



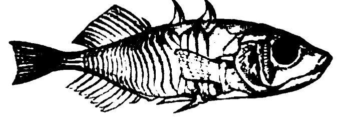


Fig. 74. Stichling, *Gasterosteus aculeatus* aus der Eckernförder Bucht, var. *trachurus*, und var. *leiurus* von Italien. (Nach Heincke.)

Beobachtung nicht angeht. Anders auf dem europäischen Continent. In der Ostsee bei Kiel kommen auf 90 *trachurus* etwa 10 *leiurus*, ebenso noch in den Küstenflüssen, soweit Ebbe und Flut reichen. Das Verhältnis ändert sich im Binnenlande immer mehr zu Gunsten des *leiurus*, so dass in Süddeutschland vollkommene *trachurus* nicht mehr gefunden werden, in Südfrankreich, der Schweiz und Italien aber ausschließlich *leiurus* vorkommt. Ja noch mehr, die Leiurie oder Glattschwänzigkeit, wenn wir so sagen sollen, steigert sich nach dem Süden, der Art, dass die Zahl der Schilder an den Seiten des Vorderrumpfes immer mehr abnimmt, bis schließlich nur noch jene Schilder übrig bleiben, welche mit der aufsteigenden Knochenplatte des Bauchschildes verbunden sind. Beim kleinen Stichling, *G. pungitius*, hat aber ein gleiches Verhältnis statt. Er ist eine noch strenger nordische Art, die in Europa höchstens bis zum 48° südwärts geht. Auch er hat eine größere *Trachurus*-Form in Salzwasser (bis 6 cm) und einen kleinen *leiurus* im Süßen,

bekanntlich unser kleinster Fisch von 4—5 cm Länge. Von allerhöchstem Interesse ist aber die Thatsache, die Heincke und Möbius in ihrer Bearbeitung der Fische der Ostsee festgestellt haben, dass alle Seefische, die ins Süßwasser einwandern, nicht nur an Größe abnehmen, sondern gleichzeitig eine gedrungenere Körpergestalt annehmen und eine weitgehende Rückbildung der Bewaffnung ihres Körpers mit Panzerplatten und Stacheln erfahren. Die Brackwasserindividuen von *Cottus scorpius* zeigen es besonders deutlich. Doch kann man auch die Sache anders ausdrücken: die im Brackwasser lebenden oder ins Süße einwandernden Fische werden auf einer früheren Stufe geschlechtsreif, als im Meere, im Ganzen nur eine Bestätigung jener Anschauung, nach der veränderte Bedingungen die Reife beschleunigen.

Die meisten unter den angeführten Eindringlingen sind Fische und Krebse, d. h. großenteils gute Schwimmer, zum mindesten Tiere mit ausgiebiger Fortbewegung, mag sie, wie bei manchen Krebsen, auch mehr kletternd erfolgen. R. Credner hat diesen Umstand, der auch für die Säuger gilt, benutzt, um die freiwillige Einwanderung daraus herzuleiten, also als Einwand gegen die Relictentheorie, als müssten alle Binnengewässer, die Meerestiere enthalten, ursprünglich auch Meeresteile gewesen sein. Zweifellos aber giebt es auch solche Gewässer, die allmählich ausgesüßt werden, und auf diese Weise das natürliche Experiment herstellen, um halophile zu potamophilen umzuzüchten.

Siebentes Capitel.

Die Brackwasserfauna, hauptsächlich die baltische.

Es gehören hierher alle jene Übergänge zwischen Süß- und Salzflut an den Strommündungen im freien Meere, noch besser dann, wenn eine vorgelagerte Barre eine unvollständige Trennung schafft, so dass wenigstens auf längere Zeit hinaus ein verschieden abgeschwächter Salzgehalt constant wird, bis eine Gegenströmung, ein stärkerer Zufluss von Süß oder Salzig je nach der Jahreszeit, ein Umschlag der Windrichtung Wechsel hineinbringt und die Inwohner zu neuer Anpassung zwingt oder tötet. Der erwähnte Dicksonhafen ist ein klassisches Beispiel, an dem im Winter und Sommer die vollen Gegensätze herrschen von Salzig und Süß; eine andere Musterstelle sind die Lagunen an der Küste von Rio Grande do Sul, aber das beste Beispiel, das wir öfters erwähnten, haben wir an unseren Küsten, in der Ostsee. Ihr wollen wir noch einige Aufmerksamkeit schenken. Der nach Osten hin immer mehr ab-

nehmende Salzgehalt, der schließlich in den Flüssen verschwindet, und die durch die Bemühungen unserer Kommission zur Erforschung der deutschen Meere erreichte Kenntnis ihres Tierbestandes, die sie zum bestdurchsuchten Meere stempeln, gewähren den trefflichsten Einblick (4).

Zunächst der Salzgehalt. Naturgemäß muss das schwerere Nordseewasser mehr am Boden einströmen. Diese Unterströmung macht sich am stärksten im flachen Westbecken bemerklich, während sie in das viel tiefere Ostbecken nur wenig mehr einzudringen scheint, daher dort das Tierleben plötzlich viel ärmer wird. Diese Strömungen aber bringen in der Abhängigkeit von dem saisonwechselnden Zufluss süßen Wassers vom Lande her und von den Windrichtungen ziemlich starke Schwankungen an je derselben Örtlichkeit zu Wege, Schwankungen, die an die Accommodation der Tiere erhöhte Anforderungen stellen. Eine kurze Übersichtstabelle aus den Berichten der Kommission mag diese Verhältnisse des Salzgehaltes verdeutlichen, sie betrifft die mittleren und größten Monats-Minima und -Maxima des Salzgehaltes.

	Mittleres		Differenz.	Größtes		Differenz.
	Maximum.	Minimum.		Maximum.	Minimum.	
Helsingör	3,1	1,0	2,1	3,4	0,8	2,6
Korsör	2,7	1,8	0,9	3,3	1,4	1,9
Friedericia	2,5	1,7	0,8	3,3	1,2	2,1
Svenborgsund (Südspitze von Seeland)	2,1	1,7	0,4	2,5	1,1	1,4
Sonderburg	2,1	1,6	0,5	2,7	1,2	1,5
Eckernförde	2,3	1,5	0,8	2,7	1,0	1,7
Kiel	2,1	1,2	0,9	2,6	0,0	2,6
Fehmarnsund	1,5	1,3	0,2	1,6	1,2	0,4
Lohme auf Rügen	1,0	0,8	0,2	1,1	0,7	0,4
Neufahrwasser	0,9	0,4	0,5	1,0	0,3	0,7

Weiter nach Osten nimmt der Salzgehalt natürlich immer mehr ab, wenn darüber auch nicht entsprechend genaue Daten vorliegen.

Sehr interessant sind die Temperaturverhältnisse des Ostseewassers. Diese relativ flache, rings eingeschlossene Wassermasse gleicht in ihrer Abhängigkeit von den Jahreszeiten, da sie im Osten namentlich an Länder mit ziemlich ausgesprochenem Continentalklima grenzt, vielmehr einem Binnensee als einem Meere; und das Resultat, zu dem Karsten gelangt, stellt Nord- und Ostsee kurz und bündig in der Weise gegenüber, dass es heißt:

»Ostseewasser ist im Winter kalt, im Sommer warm,
Nordseewasser » » » warm, » » kalt.«

Die Temperaturen des Nordseewassers sind die des Seeklimas, die des Ostseewassers die des Landes. Es ist klar, dass auch dadurch für die Anpassung der Tiere neue Schwierigkeiten entstehen, dass aber diese Tiere, einmal an die Ostsee gewöhnt, auch um so leichter in das Süßwasser der einschließenden Länder werden übertreten können.

Zunächst bedingen diese wechselvollen Verhältnisse eine große Armut der Ostseefauna gegenüber der Nordsee.

Eine Anzahl von Ostseetieren stammen nicht aus der Nordsee und dem atlantischen Ozean, sondern, alter Wasserverbindung zufolge, aus dem nördlichen Eismeer. Indes ist die Herkunft hier, wo es sich nur um die Anpassung an geringeren Salzgehalt handelt, gleichgiltig.

Folgen wir daher Möbius in der Aufzählung der niederen Tiere, mit ihm die Protozoen beiseite lassend, wenigstens in soweit, dass wir die Gattungen berücksichtigen und zwischen dem West- und Ostbecken unterscheiden. Dann finden wir folgendes:

Spongien:

Sarcospongien. *Halisarca Dujardini* Johnst., östliche Hälfte.

Silicispongien. 3 Gattungen und Arten, von denen *Pellina* s. *Reniera* als Stammform der Süßwasserschwämme Beachtung verdient, Westhälfte.

Calcispongien. 3 Gattungen und Arten, nur vom Stoller Grund bei Kiel.

Coelenteraten.

Anthozoen. 3 Actinien und eine *Edwardsia*, Westhälfte.

Calycozoen. 2 Lucernarien, Westhälfte.

Hydromedusen. 13 Gattungen von Hydroiden, mit 15 Arten, zum Teil als freie Medusen, meist als festsitzende Hydroidenstöckchen beobachtet. Alle, bis auf zwei, beschränken sich auf die Westhälfte. *Campanularia flexuosa* dagegen geht bis zur russischen Küste, *Cordylophora lacustris* aber verrät durch ihr charakteristisches Verhalten gegen das Salz auch im Meere ihre vorgeschrittene Anpassung. »Bei Schleswig verschwand sie, wenn Ostwinde salzreicheres Wasser bis an die Stadt trieben, von denjenigen Stellen, die dann salzigeres Wasser als gewöhnlich erhalten hatten, und rückte landeinwärts in weniger salziges Wasser. — In dem sehr beschränkten Gebiet in der Schwentinemündung betrug der Salzgehalt da, wo *Cordylophora* wohnt, 0,159 % am 8. Juni 1872.«

Von Acalephen wurde *Rhizostoma Cuvieri* (*Pilema octopus*) bisher nur in wenigen Exemplaren bei Kiel beobachtet, dagegen gehen *Medusa aurita* und *Cyanaea capillata* bis nach der russischen Küste; so dass wir im Ganzen 4 Coelenteraten die Anpassung an fast ausgesüßtes Wasser vollziehen sehen.

Ctenophoren. Die beiden Arten *Bolina alata* und *Pleurobrachia pileus* sind allein bei Kiel beobachtet und die erstere nur einmal im September 1866.

Echinodermen. *Ophioglypha albida* ist noch nördlich von Öland in einem kleinen Exemplar gefunden, aber bei 38 Faden Tiefe, d. h. wohl im salzreicheren Unterstrom. 3 Seesterne und 2 Seeigel halten sich im Westen.

Vermes. Die Turbellarien von Greifswald sind durch Max Schultze gut untersucht. Manche von den 21 Arten fallen dadurch auf, dass sie ihrem eigentlichen Wesen nach potamophil sind; sie stellen Rückwanderer dar, so *Mesostomum marmoratum*, *Macrostomum hystrix* unter den Rhabdo-, *Dendrocoelum lacteum* und Planarien unter den Dendrocoelen. Von den eigentlichen Seeturbellarien oder Polycladen ist nur *Leptoplana tremellaris* bei Kiel gefunden. Dagegen sind neun Nemertinen vorhanden, von denen zwei, *Tetrastemma obscurum* M. Schultze und *Nemertes gesserensis* Müll., bis zur Danziger Bucht gehen und weiter.

Von den Nematoden, auf deren Freileben man in neuerer Zeit mehr achten gelernt hat, kennen wir acht allein von Kiel, durch Bütschli's Bemühungen.

Eine Chaetognathe, *Sagitta germanica*, bei Kiel, auch in der Bucht von Wismar. Die beiden Gephyreen, *Halicryptus spinulosus* v. Sieb. und *Priapulus caudatus* Lam. sind, namentlich der erstere, auch in der östlichen Hälfte gefunden, eine Thatsache, die dadurch verständlicher wird, dass die Heimat der Art das nördliche Eismeer ist.

Von den Hirudineen weisen *Piscicola geometra* und die *Clepsine* auf das Süßwasser, *Pontobdella muricata* auf das rein salzige.

Die beiden marinen Oligochaeten *Clitellio ater* und *Enchytraeus spiculus* wurden früher schon angezogen.*)

Polychaeten sind naturgemäß zahlreich, 28 Gattungen mit 31 Arten. Davon gehen neun in das Ostbecken. *Nereis diversicolor* bevorzugt Brackwasser und Flussmündungen, mit *Cordylophora* zusammen, gedeiht auch daselbst ganz vorzüglich nach Mendthal (120).

Sechs Bryozoengattungen mit elf Arten sind sämtlich echt marin. Nur fischte Hensen auch einen Statoblasten. *Gemellaria loricata* reicht bis zur Colberger Haide, *Membranipora pilosa* bis weit ins Ostbecken. Die übrigen bleiben westlich.

Krebse bilden auch hier wieder eine hervorragende Sippschaft. Die Cirripedier sind durch drei Balanusarten vertreten, zwei, *Bal. crenatus* und *porcatus*, beschränken sich auf die Westhälfte, *improvisus* Darw. dagegen, derselbe, der auch bei Montevideo in einem Süßwasserfluss gefunden ist, dem nur zur Flutzeit Salzwasser beigemengt wird, er kommt, wahrscheinlich durch Schiffsverkehr eingeschleppt, in großen Mengen in dem schwachbrackischen Wasser des Greifswalder Bodden vor, sowie in dem fast süßen und nur bei anhaltenden Seewinden Brackwasser führenden Ryk-Flusse bis zum Greifswalder Hafen hinauf; ebenso bewohnt er die preußische Küste noch nördlich von Memel.

Die wenigen Copepoden und Cladoceren haben ihre Bedeutung dadurch, dass sie z. gr. T. in die Seen eingedrungen sind; solche s. o.

Amphipoden umgekehrt überwiegen natürlich die Süßwasserfauna, achtzehn Arten in 13 Gattungen; nicht weniger als sechs gehen in die Osthälfte und noch mehrere der Westhälfte in das schwachsalzige

*) Das Frische Haff ist sehr reich an potamophilen Oligochaeten (120).

Wasser des Greifswalder Bodden. Eine Form wie *Caprella*, für alle Strandfaunen so bezeichnend, bleibt nur im Westen, dagegen sind die Orchestien und *Talitrus*, die halb auf dem Lande lebenden Strandflöhe, am freiesten und gehen naturgemäß weit nach Osten. *Pontoporeia affinis* (*femorata*) und *Corophium longicorne* natürlich ebenso, haben wir sie doch als Relikt bereits im Süßwasser gefunden, dazu ein vereinzelter Fund, *Pontoporeia furcigera* in der Danziger Bucht.

Unter den neun Isopoden ist das Süßwasserrelikt *Idothea entomon* L. wunderlicherweise mehr auf die Osthälfte beschränkt, wahrscheinlich, nach Möbius' Ansicht, weil sie einer gleichmäßigeren und niedrigeren Temperatur bedarf, als das westliche Becken bietet, ein Punkt, der experimentell zeigt, wie auch noch andere Faktoren ins Spiel kommen, als der Salzgehalt. Ein echter Rückwanderer ist der *Asellus aquaticus* vom Greifswalder Bodden. Die Bohrassel *Limnoria lignorum* gab ein gutes Beispiel von Anpassungsfähigkeit. In einem Stück Holz, das sie mit *Teredo* bewohnte, war sie neun Tage lang dem Regen und einer Kälte von 5° C. ausgesetzt gewesen und doch am Leben geblieben und lebte dann lange im Aquarium weiter.

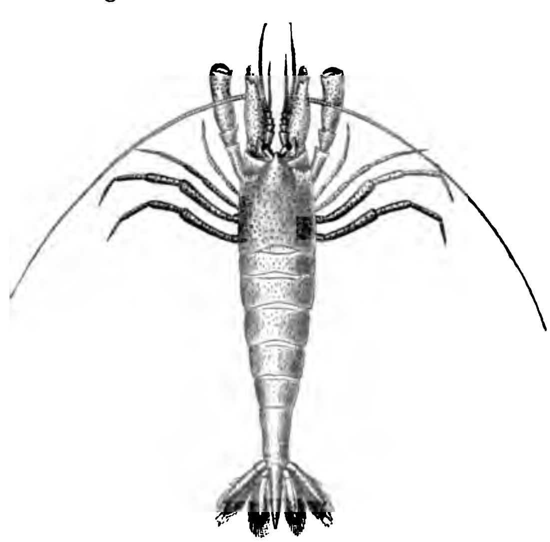


Fig. 75. Gemeine Garneele, *Crangon vulgaris*. (Aus Leunis.)

Die Cumacee *Cuma Rathkei*, als Fischnahrung wichtig, scheint, durch die ganze Ostsee verbreitet, im Ostbecken das tiefere Meer zu bevorzugen.

Von Schizopoden sind zwei Mysisarten, *flexuosa* und *vulgaris*, weit verbreitet, dazu als Seltenheit *Podopsis Slabberi* v. Ben. bei Kiel.

Unter den Decapoden geben die unvermeidlichen *Palaemon* (*squilla*) und *Crangon* (*vulgaris*) bis weit nach Osten, ein *Pandalus*, *Athanas* und *Hippolyte* bleiben mehr westlich, ebenso halten sich die mittel- und kurzschwänzigen nur westlich, *Pagurus bernardus* und *Stenorhynchus rostratus* als Seltenheiten, häufiger *Carcinus maenas*.

Ein Pantopode, *Nymphon grossipes* L., scheint mehr auf den Westen beschränkt.

Über die Weichtiere sind wir durch die Specialarbeiten von Meyer und Möbius vorzüglich unterrichtet. Einige Bivalven, *Mytilus edulis*, *Cardium edule* (s. oben Sahara), *Tellina baltica* und *Mya arenaria* gehen bis weit nach Osten über die preußische Grenze hinaus, *Mya truncata*

scheint Colberg zu erreichen, *Astarte baltica* kommt östlich von Bornholm vor; im Westbecken kommen aber viele dazu. Drei Modiolarien, eine *Montacuta*, *Cardium fasciatum* (bis zur Mecklenburgischen Küste), *Astarte sulcata* und *compressa*, *Cyprina islandica*, *Tellina tenuis*, zwei Scrobicularien, ein *Solen*, eine *Corbula* und verschiedene Bohrmuscheln, *Saxicava rugosa*, zwei Pholaden und *Teredo navalis*. Auffällig ist es, dass keine Najaden in die Ostsee eingewandert sind, wiewohl Nilsson an den skandinavischen Küsten Anodonten sammelte und ein *Unio* im zeitweiligen Bereich des Salzwassers im Brisbane-Fluss in Australien vorkommt.

Die 23 Opisthobranchien aus 13 Gattungen sind am besten von Kiel bekannt. Doch geht *Embletonia pallida* bis weit nach Osten, sie liebt sogar dasselbe Wasser wie *Cordylophora lacustris*, so dass man sich eigentlich wundern muss, dass kein Hinterkiemer bis jetzt aus dem Süßwasser bekannt wurde. Auch der kleine plumpe *Pontolimax capitatus* geht bis in den Greifswalder Bodden und die Utriculusarten dringen bis zur mecklenburgischen Küste vor.

Von den 19 Prosobranchien ist *Chiton* (*marginatus*) nur bei Kiel beobachtet. Einige gehen in die Osthälfte, *Littorina littorea* bis nach Osten von Bornholm, *Velutina haliotidea* und *Nassa reticulata* bis zur pommerschen Küste (Colberg), *Hydrobia ulvae* bis weit nach Osten. *Neritina fluviatilis* in ihrer kleinen Varietät muss umgekehrt als Rückwanderer gelten. Ebenso natürlich die einzige Pulmonate, *Limnaea peregra* Müll., mehr im Ostbecken, wo sie an echten Seepflanzen, Zosteren und Potamogeton marinus, einer rückgewanderten Süßwasserpflanze, sich hält.

Sehr bemerkenswert sind 2 Cephalopoden, *Loligo vulgaris* Lam. und *Forbesii* Steenstrup, nur vereinzelte verschlagene Exemplare, ein Weibchen des letzteren bei Travemünde und ein Männchen des ersteren bei Kiel.*)

Auch Tunicaten sind der Ostsee nicht fremd, sie beschränken sich aber auf einfache Ascidien, d. h. doch wohl diejenigen Tiere, die durch ihre starke Mantelentwickelung am meisten gegen die Einflüsse des Mediums geschützt sind. *Molgula macrosiphonica* Kupffer ist sogar eine besondere Ostseeart, wenn sie nicht *M. siphonalis* Sars möglicherweise doch identisch ist, ebenso *Molgula nana* Möbius, auf zwei Spiritusexemplare von der Colberger Haide gegründet. Bei der ersten verläuft die Entwickelung im Freien ohne Metamorphose, die letztere macht zwar die übliche Verwandlung der Ascidien durch, d. h. die Embryonen haben den Ruderschwanz, aber sie durchlaufen die Metamorphose bereits im Mutterleibe. Außerdem leben noch zwei Cynthien und eine Ascidie im Westbecken bis zur Insel Poel an der mecklenburgischen Küste.

---

*) Das Frische Haff (120) beherbergt außer toten Hydrobienschalen bereits zahlreiche Flussschnecken, *Neritina*, beide Paludinen, beide Bithynien, *Valvata piscinalis*, drei Limnaeen, *Physa fontinalis*, fünf Planorben und *Ancylus lacustris*. Von marinen Muscheln hält nur *Mya arenaria* aus neben Unionen, Anodonten, *Sphaerium*, *Pisidium* und *Dreyssena*.

Es versteht sich von selbst, dass die Untersuchung jeder Strommündung in anderen Meeren der Brackwasserfauna viele neue Bestandteile zufügen muss. Hier mag nur darauf hingewiesen werden, dass eine Holothurie zu den echten Brackwasserformen gerechnet wird. STUHLMANN fand am Kingani in der Ebbezeit ein Schlammfeld, auf dem eine ganze Reihe echt mariner Brachyuren, die den Gattungen *Grapsus*, *Ocypoda*, *Gelasimus* u. a. anzugehören schienen, im süßen schlammigen Wasser lebten gerade so gut wie in der Lagune nördlich von Bagamoyo und wie dicht außerhalb der Mündung selbst.

Welches sind die Umwandlungen oder die Folgen der Anpassung an ausgesüßtes Wasser? Bei den niederen Ostseetieren scheint zunächst ein kleineres Körpervolum überall mit dem Aufenthalt im Brackwasser verbunden zu sein, sonst wird, abgesehen von den wenigen Sonderformen, jeder Unterschied gegenüber den Vertretern derselben Arten im freien Meere von MÖBIUS geleugnet. Er will die Ostseetiere mehr als euryhal und eurytherm angesehen wissen, denn als Sonderanpassungen; sie sollen bloß den Umfang ihrer ursprünglichen Lebensbedingungen nach Temperatur und Salzgehalt erweitert haben. Es fragt sich, ob auf diese Weise die Aussüßung des Meeres echte Süßwassertiere erzeugen würde, es fragt sich vielmehr, ob nicht die wenigen, welche einen Einfluss des geringeren Salzgehaltes auf ihre Körperformen erkennen lassen, den geringen Bruchteil darstellen, der wirklich augenblicklich im Begriff steht, den Bestand der Süßwasserfauna zu verstärken; ja es fragt sich endlich, ob nicht doch noch erneute Untersuchung und Vergleich größerer Serien nicht von Beschreibungen, sondern von Tieren, bei einer viel größeren Anzahl gewisse, wenn auch schwache Umbildungen, den wahren Beginn einer Anpassung, erkennen lassen würde, wie es HEINCKE beim Stichling so trefflich gelang. Vor der Hand muss das Urteil darüber noch zurückgehalten werden. Die allmähliche Aussüßung wirkt vielmehr zunächst nur in auswählendem Sinne; hier werden die Arten von der Natur geprüft, ob sie fähig sind und dazu neigen, neuen Lebensbedingungen sich zu fügen, ein neues Territorium mit in Besitz zu nehmen. Die Scharen auswanderungslustiger Colonisten, die sich in Massen herzu drängen, werden erst im Laufe der Neubesiedelung und durch dieselbe gesichtet, und nur die, welche von den neuen Verhältnissen sich beeinflussen lassen, nicht auch die, welche eine größere Summe conservativer Widerstandskraft den Unbilden der neuen Umgebung entgegenzusetzen haben, werden würdig befunden einer dauernden Ansiedelung, um den Stamm künftiger, neuer, kräftiger Geschlechter abzugeben. Das scheint wenigstens aus der Thatsache hervorzugehen, dass selbst von den zahlreichen Tieren, die bis an die russische Küste gehen, doch so wenige bis ins Süße, bis in die Flüsse hinein vordringen. Der auswählende Einfluss tritt schon in den Bemerkungen, die wir über die Differenzen des Ost- und Westbeckens zu machen hatten, klar hervor, noch besser natürlich, je genauer die Ostgrenzen der einzelnen Arten festgestellt werden, je mehr Lokalfaunen noch innerhalb des

Ostseegebietes bearbeitet werden. Bis jetzt sind auf der deutschen Seite besonders drei Küstenpunkte genau untersucht, Kiel durch die Commission, die Travemünder Bucht durch LENZ und die Bucht von Wismar neuerdings durch BRAUN (127), andere, wie die Danziger Bucht, wenigstens nicht ganz so umfassend (120). Die Wismarer Bucht enthält bloß 101 Species gegen 140 in der Lübecker, also eine beträchtliche Abnahme auf der ziemlich kurzen Strecke weiter nach Osten. Die Abnahme wird aber viel größer, wenn wir hören, dass BRAUN auch den pelagischen Tieren sein Augenmerk zuwandte, die LENZ mehr vernachlässigte; auch waren von der Wismarer Bucht durch EHRENBERG's frühere Untersuchungen die Rotatorien, 8 Arten, bekannt, kurz es sind 31 Arten, welche BRAUN mehr constatiert hat, die aber wahrscheinlich in der Travemünder Bucht auch zu finden sein werden; nach Abzug derselben bleiben Lübeck und Wismar nur 70 Arten gemeinsam, so dass Lübeck genau ebenso viel voraus hat. Es ist also der Tierbestand in der kurzen Entfernung von einem halben Längengrad auf die Hälfte ungefähr herabgegangen. Einzelne Formen scheinen mir von besonderem Interesse. Kalkschwämme waren trotz besonderer Aufmerksamkeit nicht aufzufinden, auch bei Lübeck fehlen sie bereits; von Echinodermen wurde nur noch *Asteracanthion rubens* gefunden. *Neritina fluviatilis* kam auch hier vor, nicht aber *Limnaea peregra*. Dagegen wurde im pelagischen Auftrieb eine weitere Tunicate erbeutet, die Copelate *Oikopleura flabellum* J. Müller; sie beweist, wie vorsichtig wir in der Beurteilung von Anpassungen sein müssen, gegenüber jenem Mangel freischwimmender geschwänzter Larven der Molgulaarten.

Der auswählende Einfluss des salzärmeren Wassers verleiht der Brackwasserfauna ein besonderes Gepräge, man könnte sie mit der vergleichen, welche hohe Breitengrade, also niedrigere Temperaturen an der Tierwelt hervorbringen, sie heißt: wenig Arten, viel Individuen, eintöniger Reichtum also. Diesen Umstand betonen MÖBIUS und HEINCKE ganz besonders als ein gewichtiges Moment für Ernährung und Laichplätze der Fische. »In den Brackwassergebieten treten, so sagen sie, eine geringere Zahl von Arten wirbelloser Tiere in großen Mengen von Individuen auf. So fanden wir im Juni 1874 in der »großen Breite« und dem »Lindauer Noor«, Brackwassergebieten der Schlei, große Mengen von *Cardium edule* L., *Mytilus edulis* L., *Mysis vulgaris* Ths., *Idotea tricuspidata* Desm., *Gammarus locusta* L., *Corophium longicorne* Latr., *Balanus improvisus* Darw., *Nereis diversicolor* Müll., *Membranipora pilosa* L., *Cordylophora lacustris* Allen. Im Putziger Wiek (bei Danzig) sind folgende Arten sehr reichlich vertreten: *Mysis vulgaris* Ths., *Gammarus locusta* L., *Idotea tricuspidata* Desm., *Neritina fluviatilis* L., *Hydrobia ulvae* Penn., *Cardium edule* L. — Im Windebyer Noor trafen wir im Juli 1880 außer Daphniden und Copepoden große Mengen von *Mysis vulgaris*, *Idotea tricuspidata* Desm. und *Cardium edule*. An schlammigen Stellen lebten ungeheure Massen einer rötlichen Chironomuslarve, welche die Hauptnahrung der hier lebenden Aalmutter (*Zoarces viviparus*) und

wahrscheinlich auch des Aals bildete, der hier fetter wird, als im Salzwasser. Äußerst zahlreich fanden wir im Noor im Juli den *Gobius minutus* var. *minor*, viele noch im Laichen begriffen, daneben große Mengen Brut. Nicht selten endlich wurden *Palaemon squilla* und *Crangon vulgaris* beobachtet.

Der große Reichtum des schwachbrackischen Wassers ist hauptsächlich bedingt durch massenhaft auftretende Pflanzen, welche den Tieren frisch oder abgestorben als Nahrung dienen. Es sind folgende Arten hervorzuheben: *Zostera nana* Roth, *Zannichellia polycarpa* Nolte, *Myriophyllum spicatum* L., *Potamogeton pectinatus* L., *Arundo phragmites* L., *Scirpus maritimus* L., *Sc. Tabernaemontonus* Gmel., *Chara baltica* Fries, *Ch. aspera* Deth., *Ch. fragilis* Desv., *Ch. crinita* Wallr., *Nitella nidifica* Müll., *Enteromorpha intestinalis* L. und verschiedene Wasserblüten (Limnochlide flos aquae L., Spermosira spumigera Mert.).

Weniger Arten, von geringerer Körpergröße als im Meere, aber in enormer Individuenzahl auf einem kleinen Raume — das ist die Signatur der niederen Tierwelt des Brackwassers.«

Am meisten sind, ihrer Beweglichkeit zufolge, die Fische geeignet, sich von dem Medium, ob süß oder salzig, unabhängig zu machen. Und wenn auch die meisten von ihnen, mehr als man erwarten sollte, zumal im Meere an sehr bestimmte Bedingungen gebunden sind, so erscheinen andere wie prädestiniert zur Einwanderung ins Süße. Wenn z. B. unter den Squamipennen der Korallenriffe der Schützen- oder Spritzfisch, *Toxotes*, seine eigentümliche Umbildung, mit vorgezogenem Unterkiefer, benutzen gelernt hat, um mit großer Treffsicherheit einen Tropfen auf die außerhalb des Wassers sitzenden Kerbtiere zu schleudern, so werden wir uns nicht wundern dürfen, manche Arten dieser Wassertiere, die ihre Nahrung vom Lande holen, in die Flüsse hinaufsteigen zu sehen.

An keinem Materiale aber sind wir wiederum über die Bedingungen und die Weite solcher Anpassungen besser unterrichtet, als am baltischen, nach den trefflichen Untersuchungen von Möbius und Heincke.

Das wichtige Resultat, zu dem diese Forscher in Übereinstimmung mit nordischen Ichthyologen gelangt sind, ist der Nachweis einer außerordentlich feinen Nüancierung in der Staffel der einzelnen Fortschritte, welche die verschiedenen Fischgruppen in der Accommodation an die neuen Verhältnisse der Ostsee gemacht haben. Wir wollen uns nicht versagen, die allgemeinen Ergebnisse ein wenig zu verfolgen.

Von den 110 baltischen Fischarten besitzt die westliche Ostsee, mit Ausschluss des Sundes und der Belte, 96; davon 37, welche den übrigen Teilen, den südöstlichen und nordöstlichen vollkommen fehlen.

Von diesen sind 25 Arten häufig Standfische, die sich nach den Wohnplätzen verteilen lassen.

14 Arten bewohnen die Region des Seegrases und des Blasentangs oder den flachen, sandigen Strand, nämlich *Cottus scorpius*, *C. bubalis*, *Gobius niger*, *G. Ruthensparri*, *G. minutus*, *Cyclopterus lumpus*, *Spinachia vulgaris*, *Gasterosteus pungitius*, *G. aculeatus*, *Ammodytes lanceolatus*, *Sipho-*

nostoma typhle, *Nerophis ophidion*, *Perca fluviatilis*, *Leuciscus idus*, letztere beiden vorzugsweise im Brackwasser und in den Flussmündungen.

4 Arten sind Standfische der schlammigen Tiefe: *Zoarces viviparus*, *Pleuronectes platessa*, *Pl. flesus*, *Pl. limanda*.

4 Arten sind Standfische der oberflächlichen Wasserschichten: *Belone vulgaris*, *Clupea harengus*, *Cl. sprattus* und, mehr in Flussmündungen und Brackwasser, *Osmerus eperlanus*.

Alle Regionen oder wenigstens die ersten beiden bewohnen 3 Arten: *Gadus morrhua*, *G. merlangus* und *Anguilla fluviatilis*.

Zu diesen 25 häufigen kommen etwas mehr, nämlich 29 seltenere Standfische, 8 im Brackwasser: *Lucioperca sandra*, *Acerina cernua*, *Leuciscus rutilus*, *Abramis brama*, *A. blicca*, *Alburnus lucidus*, *Esox lucius*, *Coregonus oxyrhynchus*.

Die 21 marinen verteilen sich ähnlich wie die häufigen Standfische. In der flachen Strandregion leben *Ctenolabrus rupestris*, *Centronotus gunnellus* und *Agonus cataphractus*, in der Oberflächenregion *Scomber scomber*, *Caranx trachurus* und *Clupea alosa*, in der schlammigen Tiefe *Motella cimbria*, *Hippoglossoides limandoides* und *Rhombus laevis*. Auf sandigem Grunde halten sich *Trachinus draco* und *Rhombus maximus*. In allen Regionen, zum mindesten am Strand und in der Tiefe halten sich *Trigla gurnardus*, *Lophius piscatorius*, *Gadus aeglefinus*, *Raniceps raninus*, *Salmo salar*, *S. trutta* und *Ancanthias vulgaris*.

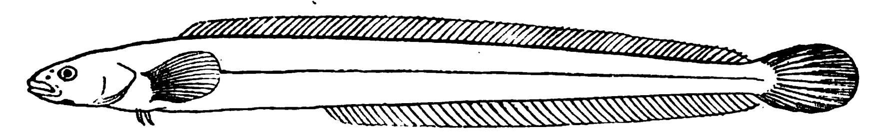


Fig. 76. *Stichaeus islandicus*. (Nach Möbius und Heincke.)

Zu diesen Standfischen kommen noch 32 Arten als Gäste, die nicht regelmäßig in jedem Jahre erscheinen und sich noch unbestimmter in der Ostsee fortpflanzen. Außerdem sind es noch 10 Süßwasserfische, die gelegentlich ins Brack- und Salzwasser gehen: *Cyprinus carpio*, *Carassius vulgaris*, *Gobio fluviatilis*, *Leuciscus cephalus*, *L. erythrophthalmus*, *Tinca vulgaris*, *Aspius rapax*, *Cobitis fossilis*, *Esox lucius*, *Salmo fario*, eine ganze Reihe unserer echten Süßwasserbewohner also.

Die marinen Gäste aus dem Kattegatt lassen sich in Süd- und Nordfische zerlegen.

10 Arten sind Nordfische: *Liparis Montagui*, *Anarrhichas lupus*, *Stichaeus islandicus*, *Gadus pollachius*, *Hippoglossus vulgaris*, *Pleuronectes microcephalus*, *P. cynoglossus*, *Gadus virens*, *Lota molva*, *Raja radiata*.

18 Arten sind Südfische: *Labrax lupus*, *Sciaena aquila*, *Mullus surmuletus*, *Brama Rayi*, *Thynnus vulgaris*, *Xiphias gladius*, *Trigla hirundo*, *Mugil chelo*, *Labrus maculatus*, *Crenilabrus melops*, *Gadus minutus*, *Merluccius vulgaris*, *Solea vulgaris*, *Orthagoriscus mola*, *Engraulis enchrasicholus*, *Conger vulgaris*, *Carcharias glaucus*, *Trygon pastinaca*, viele von

ihnen als Charakterfische des Mittelmeeres und der wärmeren Teile des Atlantic allgemein bekannt.

4 Gäste endlich gehören Arten an, »welche sowohl über den Polarkreis nordwärts gehen, als auch im Mittelmeer und noch weiter südlich vorkommen«, *Acipenser sturio*, *Lamna cornubica*, *Raja clavata* und *R. batis*.

Höchst interessant ist nun die Beziehung der Gäste zu den Jahreszeiten wie zum Aufenthalte.

Von den Südfischen zeigt sich erstens, dass sie namentlich die flachen, pflanzenbewachsenen Gründe oder die oberflächlichen Wasserschichten bewohnen (höchstens 7 bevorzugen in der Regel tiefere Gründe, *Sciaena aquila*, *Brama Rayi*, *Trigla hirundo*, *Gadus minutus*, *Solea vulgaris*, *Conger vulgaris* und *Trygon pastinaca*,

und es zeigt sich zweitens, dass sich ihr Erscheinen durchweg mit Ausnahme des *Conger*, der einmal im Januar gefangen wurde, in der letzten Hälfte des Jahres vollzieht, vom Juni bis Dezember, meist im September und Oktober. Im Frühjahr, vom Februar bis April, ist noch niemals ein Südfisch in der Ostsee beobachtet. Die Gründe sind teils, wenn man so sagen darf, anorganischer Natur, weil der Salzgehalt (1,8 und 1,9 %) und die Temperatur (8,6° C.) des Wassers sich gegen den Herbst am meisten erhöhen, teils organischer, da das Meer dann am meisten von Heringen und Sprotten wimmelt, die eine Anzahl von Raubfischen herbeiziehen.

Gerade entgegengesetzt verhalten sich nun die Nordfische. Sie sind einmal Bewohner der schlammigen Tiefen mit ganz wenigen Ausnahmen, namentlich von *Gadus virens* und *pollachius*, die sich den Dorschen anschließen, und sie erscheinen zweitens vorwiegend im Frühjahr in Gesellschaft der Plattfische. Dann aber ist der Salzgehalt in der Tiefe von 10 bis 20 Meter am höchsten (2 %), die Temperatur aber am tiefsten (2—4° C.). Dass *Stichaeus islandicus* im September beobachtet wurde, kann die Regel um so weniger umstoßen, als es ein einziges Mal geschah.

So zeigt sich also der Besuch der Gäste bis ins Detail abhängig von den physikalischen Bedingungen des Wassers. Und die Regel, die an diesen jüngsten und unbeständigsten Eindringlingen abstrahiert wurde, hält auch Stand für die Beurteilung der ständigen Bewohner.

Unter den selteneren Arten, die wir oben aufzählten, bewohnen die Südfische die oberen Wasserschichten, besonders ausgesprochen *Scomber scomber*, *Caranx trachurus*, *Ctenolabrus rupestris* und *Clupea alosa*. Sie stammen vermutlich aus den gemäßigten Teilen des atlantischen Ozeans.

Die Nordfische, vorwiegend wiederum Bewohner der Tiefe, wie *Agonus cataphractus*, *Hippoglossoides limandoides*, *Gadus aeglefinus*, *Motella cimbria*, sind entweder aus den nördlichen Teilen des Atlantic oder sie sind Reste aus jener Zeit, als die Ostsee in nordöstlicher Richtung durch den bottnischen Busen oder durch den finnischen über den Ladoga- und Onegasee zum Weißen Meere, mit dem Eismeere zusammenhing.

Schließlich führt die Betrachtung der häufigen Standfische zu einem ganz ähnlichen Ergebnis. Die 5 Südfische, *Gobius niger* und *minutus*, *Belone vulgaris*, *Siphonostoma typhle*, *Nerophis ophidion*, sind Bewohner der oberen Wasserschichten und wahrscheinlich relativ späte Einwanderer. Anders die 14 Nordfische, von denen 8 mehr oberflächlich und nur 4 in der Tiefe wohnen. Die ersteren aber, *Cottus scorpius* und *bubalis*, *Cyclopterus lumpus*, *Spinachia vulgaris*, *Gasterosteus pungitius* und *aculeatus*, *Clupea harengus* und *sprattus* und einige andere kommen auch in der östlichen Ostsee und im Eismeere vor und sind wahrscheinlich alte Reste, die sich also um die geringeren Unterschiede von Salz und Wärme nicht mehr kümmern.

Wohl aber spielt die Temperatur noch eine wichtige Rolle bezüglich der Laichzeiten.

Fast alle Südfische der westlichen Ostsee laichen im Sommer, alle Nordfische im Winter; zu ihnen gesellt sich nur der weitverbreitete Aal, über dessen Herkunft sicheres nicht auszumachen sein wird.

Das Ostbecken wird nach seinem Salzgehalt hauptsächlich in eine Südost- und Nordosthälfte zerlegt. Die Südosthälfte hat, gegen die westliche Ostsee, entsprechend ihrem geringeren Salzgehalt, eine wesentlich andere Fischfauna; zunächst kommen nur 60 Arten überhaupt vor.

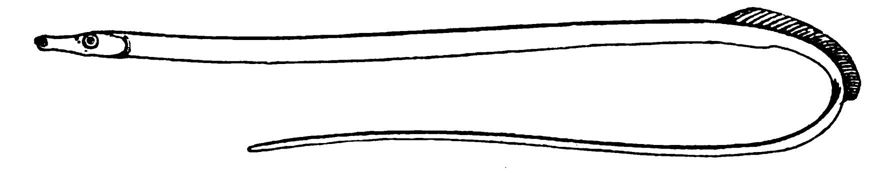


Fig. 77. *Nerophis ophidion.* (Nach Möbius und Heincke.)

Nicht weniger als 38 marine Arten der Westhälfte fehlen ganz; dafür haben andere, die aus dem Brack- und Süßwasser einwanderten, ihre Stelle eingenommen. In der Tiefe, die hier zwar bedeutender ist als im Westen, aber arm an kohlensaurem Kalk (s. u.) und an Bewohnern, leben nur zwei Fische, *Pleuronectes platessa*, spärlicher als im Westen, und ganz vereinzelt *Zoarces viviparus* gegen 15 Bewohner der schlammigen Tiefe im Westen. Von den 27 Arten, welche in der See beständig leben, sind nur 14 identisch mit denen, die im Westen die gleiche Stelle einnehmen, *Cottus scorpius*, *Gobius niger* und *minutus*, *Cyclopterus lumpus*, *Gasterosteus aculeatus* und *pungitius* (*Spinachia* fehlt), *Gadus morrhua*, *Pleuronectes platessa* und *flesus*, *Ammodytes lanceolatus*, *Nerophis ophidion*, *Clupea sprattus* und *harengus*, und *Anguilla vulgaris*; von den selteneren *Rhombus maximus*, *Salmo salar* und *trutta*, *Petromyzon fluviatilis*; dagegen werden Brackwasserfische des Westens hier zu Seefischen, *Perca fluviatilis*, *Leuciscus idus* und *rutilus* und *Osmerus eperlanus*, einige aber wandern ganz neu aus dem Süßwasser zu, *Abramis vimba* und *ballerus* nebst der Ziege, *Pelecus cultratus*, auch der Stör, dem im Westen die großen Flüsse zum Aufsteigen fehlen, wird häufiger.

Im Brackwasser und in den Haffen leben *Acerina cernua*, *Lucioperca sandra*, *Lota vulgaris*, *Abramis brama*, *A. blicca*, *Alburnus lucidus*, *Cobitis fossilis* und *barbatula*, sowie *Esox lucius*. Es ist gewiss bemerkenswert, dass eine Anzahl dieser letzteren auch in der westlichen Ostsee Brackwasserfische, dass sie also im Osten nicht ins freie Meer gegangen sind, was umgekehrt die angeführten Südfische gethan haben, — einer jener Fälle, die über die Erwartungen des Experimentes hinausgehen. Lachse, Störe und Neunaugen, die im Süßwasser laichen, werden häufiger. Gelegentliche marine Gäste werden immer seltener. Einzelne Südfische dringen an der preußischen Küste, einzelne Nordfische an der schwedischen weiter vor, im ganzen verschwinden die Südfische immer mehr, der Charakter wird immer nordischer.

Die nordöstliche Ostsee hat nur noch 54 Arten, immer weniger marine Gäste, immer mehr Süßwasserfische, zumal im Norden, wo sich der Unterschied zwischen See- und Brackwasser allmählich verwischt, unter 29 Standfischen sind schließlich 16 potamophile. Auch die Flora ist im Norden des bottnischen Busens eine reine Süßwasserflora. Die wandernden Lachsfische (*Salmo salar* und *trutta*, *Coregonus lavaretus* und *albula*) werden sehr häufig, die schlammige Tiefe wird nur noch ganz vereinzelt von *Zoarces viviparus* bewohnt.

Es sind nur noch wenig Südfische vorhanden. »Die Mehrzahl der marinen Standfische, vielleicht alle, sind als veränderte Überreste einer früheren arktisch-baltischen Fauna anzusehen; namentlich gilt das von *Cottus quadricornis*, *Liparis vulgaris* und *Stichaeus islandicus*, welche nur in diesem Teile der Ostsee gefunden werden.«

Die besten Anpassungen von einem Medium ans andere lassen sich natürlich im Brackwasser verfolgen, und in der That zeigt ein Überblick, dass die baltische Fischfauna sehr viele Vertreter darin hat, von 110 Gesamtarten kommen 60 im Brackwasser vor, davon 38 beständig, also auch darin laichend, soweit sie nicht Wanderfische sind, 20 in der ganzen Ostsee, 18 nur in der Osthälfte. Der Einfluss dauernd salzärmeren Wassers zeigt sich an manchen darin, dass sie in der Osthälfte regelmäßige, in der Westhälfte nur seltene Bewohner des Brackwassers sind, wie *Cottus scorpius*; *Nerophis ophidion* lebt und laicht aber im Brackwasser, *Siphonostoma typhle*, wiewohl nahe verwandt, dringt nur gelegentlich ein. *Pleuronectes platessa* geht nur selten hinein, *Pl. flesus* überall, wie wir den Flunder früher schon in seiner Einwanderung in die Flüsse kennen gelernt haben. Von Süßwasserarten dringen einige sehr selten ein, *Aspius rapax* und *Cyprinus carpio*, letzterer durch seine große Genügsamkeit bekannt genug, *Abramis blicca* hat sich dauernd angesiedelt, *Alburnus lucidus* versucht in salzreicheres Wasser einzudringen, in dem sich *Perca fluviatilis* und *Leuciscus idus* heimisch gemacht haben.

Von Umwandlungen, welche der Körper rückwandernder Süßwasserfische durch den Salzgehalt erleidet, wissen wir noch nichts, Seefische dagegen erzeugen neue Rassen, sie sind kleiner, gedrungener, die

Bewaffnung des Körpers nimmt ab. Beim Stichling haben wir es oben verfolgt. Die Cottusarten zeigen es in ähnlichem Sinne, der Stachel im Winkel des Praeoperculums, der bei der Mehrzahl der Süßwasserarten einfach ist, ist bei marinen häufig mit accessorischen Fortsätzen bewaffnet und geweihförmig.

Achtes Capitel.

Schwierigkeiten der Anpassung an das Süfswasser.

Wir haben im Vorhergehenden eine große Anzahl von Tieren kennen gelernt, die bestrebt sind, ins Süßwasser einzuwandern und dessen Fauna zu vervollständigen, möglicherweise, um mit dieser den Stamm abzugeben für künftige Auswanderung aufs Land. Die vorzügliche Durchforschung der Ostsee, die noch viele Probleme birgt, aber auch schon manche beantwortet hat, giebt besser als alle künstlichen Experimente den Maßstab dafür, mit welchen Schwierigkeiten die Natur zu kämpfen hat, um einer Art dauernden Aufenthalt in einem anderen Medium zu ermöglichen; langsam nur, und unter Ausnutzung aller feinen Chancen, die der Versuch schwerlich oder nur unter großartiger Umsicht und Ausdauer bringen kann, vollzieht sich ein Wechsel. Die Ansüßung der Ostsee geht mindestens bis auf die Eiszeit zurück, als sie von dem Polarmeer getrennt wurde, durch Landerhebung in ihrem nordöstlichen Umfange; und doch finden wir noch eine sehr sorgfältige Auswahl unter ihren Bewohnern in Bezug auf die Anpassung an das neue veränderte Medium in allen seinen Abstufungen.

Indes ist es wohl angezeigt, hier einen allgemeineren Gesichtspunkt walten zu lassen.

A. Abhängigkeit der Organismen von der chemischen Natur der Aufsenwelt.

Die Discussion der descendenztheoretischen Fragen scheint in neuerer Zeit immer mehr darauf hinauszulaufen, dass der tierischen Organisation nicht eine beliebig freie Anpassung an alle möglichen Verhältnisse gestattet sei, sondern dass dieselbe sich in gewissen, vorgezeichneten Bahnen bewege, mag man sie in inhärenten Eigenschaften der organischen Materie, mag man sie in den organischen Wachstumsgesetzen suchen (128).

Es ist wohl a priori kaum einzusehen, warum der Organismus in der Vielseitigkeit seiner Äußerungen und in seiner Variabilität beschränkt

sein solle, und die Beispiele regressiver Metamorphose scheinen einer bestimmten fortschreitenden Richtung nicht gerade das Wort zu reden. Die Sacculinen zeigen uns wenigstens noch, um einen Fall starker Rückbildung zu nehmen, durch ihre Embryonalentwickelung den Weg, auf dem der Rückschritt, wenn man so will, die Vereinfachung, die Reduction der Organe erreicht wurde. Bei der Taenie, die zu keiner Zeit ihres Lebens oder ihrer verschiedenen Zustände einen Darm besitzt, von einigen Rudimenten, die ihn andeuten sollen, abgesehen, ist das biogenetische Grundgesetz, das so oft für die Aufhellung des Stammbaumes helfend eingreift, vollständig vernachlässigt und verwischt. Und wenn nicht manche anatomische Merkmale der erwachsenen namentlich auf die Trematoden verwiesen, wir wären noch viel mehr im Unklaren, woher wir sie abzuleiten hätten, als jetzt. Wenn wir aber auch mit der heutigen Systematik annehmen wollen (129 und 405) — weil keine andere Hypothese da ist, dass die Bandwürmer von den Trematoden und mit diesen und durch diese von den Turbellarien abstammen — so wird doch schwerlich jemand behaupten wollen, die Variabilität der Strudelwürmer bewege sich in einer Richtung, welche in letzter Instanz in den Taenien endigen müsste; vielmehr stehen sie in ihren einfachsten Formen an der Basis der Metazoen, und viele von den höheren Tiergruppen sind von ihnen abzuleiten, wenn nicht die meisten oder indirekt alle.

Das Beispiel mag gut oder schlecht gewählt sein; eins dürfte es zeigen, dass auf so niederer tierischer Stufe wenigstens von einer bestimmten Bahn für die Variabilität und darauf basierenden Anpassung schwerlich die Rede sein kann.

Gleichwohl muss man sich fragen, ob nicht doch der Parasitismus eine von diesen festen Bahnen, welche der tierischen Variabilität offen stehen, bedeutet, und von einem allgemeinen Standpunkte aus, den wir hier vertreten wollen, allerdings.

a. Verhalten zur anorganischen Natur.

Dafür, dass das Leben auf unserer Erde entstanden sei, haben wir uns früher bereits ausgesprochen (s. o.).

Die Schöpfung des Protoplasmas (mit aller Complication niederster Lebewesen) ist doch selbst weiter nichts, als ein Ausfluss oder, wenn man will, eine Anpassung an die gerade zu gewisser Periode auf der Erde vorhandenen physikalischen und chemischen Bedingungen; und darin liegt von Anfang an sowohl eine Begrenzung als eine Vorzeichnung der Bahnen, die weiter eingeschlagen werden können. Der Umstand, dass auf der Erdoberfläche Wasser die allgemeine Lösungsflüssigkeit war, dass gewisse Leichtmetalle vorwiegend lösliche Verbindungen boten, während das Aluminium trotz seiner Verbreitung nur wenige seltene im Wasser lösliche Verbindungen besitzt, giebt die erste Norm für die Organismen. Der Sauerstoff war in der anorganischen Welt ungleich

aktiver als der Stickstoff, die Hauptmasse der Atmosphäre, und die Organismen richteten sich darnach. Die Schwermetalle, und gerade die schwersten, die Edelmetalle, waren, mit Ausnahme des Eisens, wenig verbreitet, und noch weniger löslich. Es ist somit eine ganz atavistische, ursprüngliche Anpassung, wenn Quecksilber- und Osmiumlösungen, so gut wie Blei*) und Silber, schlechtweg für alle Pflanzen und Tiere tötliche Gifte darstellen.

Indes kann und muss man noch weitergehen und außer der Verbreitung auch die Eigenschaften des Elementes in Betracht ziehen, die ja nach neueren Anschauungen ein Ausfluss ihrer Verbindungsgewichte sind. Da zeigt es sich, dass von den zehn für den Aufbau des Organismus nötigen Elementen keines ein höheres Atomgewicht hat als 56**). Die übrigen aber sind entweder selten oder, wie das Silicium, wegen der geringen Affinität (bei gewöhnlicher Temperatur) unbrauchbar. Errera, dem wir hier folgen, stellt die Elemente nach dem periodischen System bis zu dieser Höhe des Verbindungsgewichtes zusammen, wobei die notwendigen fett gedruckt sind (130).

1	***H*** = 1						
2	*Li* = 7	*Be* = 9,2	*B* = 11	***C*** = 12	***N*** = 14	***O*** = 16	*Fl* = 19
3	*Na* = 23	***Mg*** = 24	*Al* = 27	*Si* = 28	***P*** = 31	***S*** = 32	*Cl* = 35,5
4	***K*** = 39	***Ca*** = 40	*Sc* = 44	*Ti* = 48	*V* = 51	*Cr* = 52,4	*Mn* = 55 und ***Fe*** = 56.

Der Umstand, dass die Organismen zum großen Teile aus Wasser bestehen, bedingt die langsame Erwärmung und Erkaltung bei äußerem Temperaturwechsel, denn außer Wasserstoff hat Wasser die höchste specifische Wärme. Die übrigen Verbindungen aber stellen der Hauptmasse nach Lösungen dar, und für diese gilt das Gesetz, dass »die specifische Wärme im allgemeinen um so größer ist, je kleiner das mittlere Atomgewicht«, unter welch letzterem die Zahl zu verstehen ist, welche das Mittel aus den Atomgewichten aller in einer Verbindung oder einem Gemenge enthaltenen Atome angiebt. Demnach müssen die leichten Atome für die Entstehung der Lebewesen besonders vorteilhaft sein. »Sie bilden, indem sie sich in sehr großer Zahl anhäufen, Mole-

*) Das Zernagen von Bleiplatten durch Uroceridenlarven, die sich hindurchfraßen, ist wohl nur zu verstehen, wenn man annimmt, dass das zerkleinerte in den Darm übergeführte Metall nicht gelöst wurde. An eine Beschwerung durch wenig lösliche Stoffe ist der Darm der Holzwespen ja gewöhnt. Dagegen ist es höchst merkwürdig, dass eine Amöbe im Stande ist, in kupfernen Gefäßen zu leben und in die metallische Oberfläche gewissermaßen Gänge einzuätzen (131). Indes Kupfer kommt auch sonst in Organismen vor (s. den Text).

**) In dieser Hinsicht ist besonders interessant, dass Metalle von verschiedener Valenz in Verbindungen mit höherer Wertigkeit stärkere Eindrücke auf den Organismus ausüben, als mit niederer. So wirken Thalliumsalze (Sels thalleux) im letzteren Falle nur schwach auf das Nervencentrum der Lungen, während die anderen (Sels thalliques) in viel größerer Verdünnung schon alle möglichen Centren beeinflussen (406).

küle, welche durch Wärme stark erschüttert, aber wenig erhitzt werden.« Darin liegt aber eine zweite, äußerst wichtige Bedeutung der hohen specifischen Wärme, welche die biogenen Elemente besitzen. »Bei gleichem Gewichte und derselben Temperatur, sagt ERRERA, enthalten die Substanzen von bedeutender Wärmecapacität augenscheinlich mehr Wärmeeinheiten als andere, bei denen diese Voraussetzung nicht zutrifft. Diese Wärmeenergie kann nun nach dem Principe der Umwandlung der Kräfte und der Erhaltung der Energie in Gestalt von Wärme oder in anderer Form wie Bewegung, Arbeit, Licht, Elektrizität, chemische Energie, Nerventhätigkeit u. s. w. auftreten. Die aus leichten Atomen zusammengesetzten Körper haben also bei gleichem Gewichte und derselben Temperatur im Vergleich zu anderen größere Energie angehäuft; unter gleichen Bedingungen schließen sie, wenn man es so ausdrücken will, ein Maximum von Energie in einem Minimum der Masse ein. Diese Erkenntnis hat nach meiner Ansicht um so größere Bedeutung, als die Lebewesen, mit ihren zu den Reizursachen in keinem Verhältnis stehenden Reizwirkungen, vom dynamischen Standpunkte aus betrachtet, nichts anderes als explosive Körper sind.«

Auf Grundlage dieser allgemeinen Gesetze wird man höchstwahrscheinlich, wenn man das Verhalten der Organismen gegen die verschiedenen Metalle übersichtlich prüft, daraus Schlüsse ziehen können auf die frühere Verteilung dieser Stoffe in alten Zeiten. Das Natrium im Kochsalz wird zweifellos von so vielen Geschöpfen, den Seetieren, so gut vertragen, weil bereits zu den Zeiten der Entstehung das Kochsalz im Meere vorwog; ähnlich das Kalium bei den Landpflanzen. Der Kalk wird mehr aufgenommen, als das andere verbreitete und besonders leicht lösliche Magnesium, das uns zwar in geringen Mengen nicht schadet, aber mit Ammonium und Phosphorsäure zu den schädlichen Harn- oder Blasensteinen Veranlassung giebt. Die Schwermetalle sind, wie gesagt, giftig, weil sie bei hohem Atomgewicht wenig verbreitet sind. Dennoch würde sich der Organismus wohl an die meisten gewöhnen können, so gut wie an Arsen. Zwei sind es hauptsächlich, die im chemischen Laboratorium wegen ihrer leicht wechselnden Valenz bei Reduction und Oxydationen gebraucht werden, Kupfer und Eisen. Dem entspricht ihre Bedeutung für das Blut, aber im Zusammenhang mit ihrer Verbreitung. Das weit verbreitete Eisen wird am meisten gebraucht, das Kupfer, zumeist ein heftiges Gift, übernimmt nur selten die Rolle des Sauerstoffvermittlers bei manchen Schnecken und Cephalopoden (auch in gewissen Vogelfedern findet es sich). Und man wird gewiss schließen dürfen, dass diese Tiere auf kupferreichem Areal entstanden sind, so gut wie Austern an der skandinavischen Küste in der Nähe von Kupferminen, wo Cementwasser in das Meer abflossen, grün und giftig geworden sind (nicht zu verwechseln mit den sehr geschätzten grünen französischen Austern, die dem Pigment einer Naviculacee ihre Färbung verdanken).

Kurz, für eine einheitliche Auffassung der gesamten Natur ist die

innigste Anschmiegung des Organischen an die großen Züge des Anorganischen eigentlich selbstverständlich. Damit aber sind für die fortschreitende Entwickelung bestimmte Richtungen vorgeschrieben, zunächst noch in ganz weiten Grenzen. An und für sich ist schwerlich einzusehen, warum das Tote Meer unbelebt ist. Die Bestandteile, die es enthält, sind dieselben wie im Meerwasser; wir mögen nur eine Analyse von vielen zu Grunde legen, von den verschiedenen, welche ROTH (132 I S. 478) anführt, nur etwa die, welche an Wasser ausgeführt ist, das am 19. März 1864 aus einer Tiefe von 42 Meter geschöpft wurde. Dieses Wasser enthielt über 24 % festen Rückstand, der sich, auf 1000 berechnet, so verteilt:

Chlornatrium	63,043
Chlormagnesium	159,438
Chlorkalium	4,625
Chlorcalcium	9,627
Brommagnesium	5,559
Schwefelsaurer Kalk . .	0,760.

Eine Ozeananalyse weicht fast nur quantitativ ab (vom Bromgehalt abgesehen), wenn wir eine aus der Tiefe des Atlantischen Ozeans zwischen 50 und 56° n. Br. heranziehen (ibid. S. 504), nach Proben, die von der Porcupine geschöpft waren. Wir erhalten da:

Chlornatrium	27,914
Chlormagnesium	3,330
Chlorkalium	0,575
Schwefels. Kalk	1,487
Schwefels. Magnesia . .	2,193
Kieselsäure u. a. Rückstand	0,071.

Eine Analyse des festen Rückstandes würde lauten (nach OCHSENIUS):

NaCl	75,786
$MgCl_2$	9,158
$MgSO_4$	5,597
$CaSO_4$	4,617
KCl	3,657
NaBr	1,184
	100,000

Die Analysen stimmen noch mehr überein, in den Substanzen wenigstens, wenn wir hören, dass beim Toten Meere alle Schwefelsäure auf den Kalk berechnet ist u. s. w., während sie wahrscheinlich zum Teil auch an das Magnesium gebunden war. Der Rückstand macht natürlich keinen wesentlichen Unterschied, höchstens der Bromgehalt, der aber doch kaum so bedeutend ist, dass er der Anpassung unüberwindliche Schwierigkeiten entgegengesetzt haben würde; nehmen wir doch unter Umständen viel größere Brommengen ein, als Quecksilber

etwa. Kurz, das Tote Meer ist nicht deshalb unbelebt, weil es besondere Gifte enthält, welche der tierischen Organisation absolut schädlich wären, sondern nur, weil es eine so concentrierte Lösung ist, wie sie von Anfang an sicherlich nicht geboten wurde, daher die Anpassung daran mit den größten Schwierigkeiten verknüpft erscheint*). Die Versteinerungslosigkeit der Steinsalzlager beweist gleiches, die Tiere haben sich aus der gesättigten Lösung zurückgezogen. Den anorganischen Stoffen gegenüber, Elementen wie Verbindungen, scheint das Verhalten tierischer Organisation durch die Bedingungen uralt-ursprünglicher Anpassung so fest geregelt, als die Geschmackswahrnehmung auf alle jene Verbindungen, die mit Basen Salze bilden, in derselben Weise sauer reagiert, sobald sie löslich und ihr zugänglich sind. Die Reaction des Lakmus ist doch im Grunde ebenfalls weiter nichts als ein Ausdruck dieses festbestimmten Wechselverhältnisses zwischen organischem Molekül und allgemeinen chemischen Grundwirkungen.

b. Verhalten zur organischen Natur.

Anders vielleicht, wenigstens nicht so allgemein gefestigt, stellen sich die Organismen den Kohlenstoffverbindungen gegenüber, soweit sie, über die Kohlensäure hinaus, selbst erst durch das Vorhandensein der Lebewelt und deren Stoffwechsel bedingt sind. Die organischen Stoffe sind offenbar im Vergleich zur Combination der anorganischen Natur zur Zeit der Lebensschöpfung erst secundäre Erscheinungen, und die Anpassungen an die Produkte des Stoffwechsels in weitestem Sinne können ihren Einfluss erst in zweiter Linie geltend machen. Es ist sicher, dass hier vielfach gesetzmäßige Einwirkungen statthaben, die bisher schon viele, zum guten Teile erfolgarme Arbeit heischten, aber wahrscheinlich einst, wenn die Constitution der Eiweißmoleküle erkannt sein wird, ihre einfache Auflösung finden. So ist die narcotisierende Wirkung aller primären Alkohole vermutlich in einer derartigen Beziehung begründet. Vor der Hand ist noch nicht einzusehen, warum die Substitution einer Hydroxylgruppe in einen gesättigten Kohlenwasserstoff eine derartige Wirkung hervorbringt, da doch das Glycerin z. B., der tertiäre Propylalkohol, durchaus nicht dieselben Erscheinungen im Gefolge hat**). Bis jetzt scheinen allerdings die Versuche noch zu fehlen, dass die primären Alkohole, die Alkohole schlechthin, auch auf das Protoplasma, das noch nicht durch Arbeitsteilung zu besonderem Nervengewebe differenziert ist, berauschende oder betäubende Wirkung haben; giftig wirken sie aber bei den Protozoen, die hier nur gemeint

*) Auffallend bleibt dem gegenüber die Thatsache, dass das Atmen im reinen Sauerstoff vielen Säugern nicht schadet.

**) Ein einschlagendes Beispiel hat kürzlich O. Löw beigebracht. Bei Bakterien besitzen diejenigen Stoffe, welche noch bei großer Verdünnung mit Aldehyden reagieren, auch Giftwirkung. Ammoniak, NH_3, ist ein Nährstoff, Hydroxylamin, NH_2OH ein Gift, die Hydroxylgruppe schwingt zu stark (407).

sein können, sehr stark, und es käme nur darauf an zu prüfen, inwieweit auch hier eine Einschläferung, eine Narcose von gewisser Dauer bei hinreichender, noch nicht tötlicher Verdünnung eintritt; zweifellos ist, dass diese Stoffe sämtlich bei nur einigermaßen starker Dosis heftige Gifte sind, ohne dass hier von einem derartigen Eingriff, wie ihn etwa starke Säuren bewirken, die Rede sein kann. Aber es muss etwas im Bau des primitiven Eiweißmoleküls liegen, was einer derartigen chemischen Constitution, wie sie die primären Alkohole besitzen, einen Angriffspunkt bietet. Gaule und Gürber haben kürzlich den bedeutsamen Schritt gethan, zu zeigen, dass gewisse Zellalterationen mit der chemischen Constitution einiger verwandter Stoffe (aus der Lupetidinreihe) parallel gehen.

Im Ganzen sind unter den organischen Verbindungen die gesetzmäßigen Einwirkungen auf den Tierkörper, wie es scheint, viel weniger allgemein geregelt, als unter den anorganischen Stoffen. Die säurebildende Carboxylgruppe, die als reines Molekül, als Oxalsäure, am giftigsten zu sein scheint, kann noch am ehesten herangezogen werden, wiewohl die Wirkungen organischer Säuren viel weniger übereinstimmen dürften, als die der Mineralsäuren; ein gemeinsamer Zug ist der große Procentsatz giftiger Stoffe, sogen. Desinfektionssubstanzen, unter den Körpern der aromatischen Gruppen, denen eine ganz bestimmte Kohlenwasserstoffconstitution zu Grunde liegt. Aber auch hier ist das Gesetz keineswegs ein so durchgreifendes, als bei den schwersten oder edlen Metallen etwa.

In allen diesen Fällen handelt es sich namentlich um gewisse Beziehungen zwischen der chemischen Constitution dieser Verbindungen und des primitiven Eiweißmoleküls, von dem die wahrscheinlich äußerst zahlreichen protoplasmatischen Substanzen sich ableiten. Solche Beziehungen einfach chemischer Art haben mit Anpassung wenig oder nichts zu thun.

Anders darf man wohl zwei Gruppen von Körpern beurteilen, welche mit dem Stoffwechsel entweder allgemein verbunden sind, oder nur unter gewissen Umständen oder von gewissen Gruppen oder Arten von Organismen erzeugt werden.

Die erste Reihe von Körpern umfasst jene Substanzen, die dem normalen Organismus, wenigstens der höheren Tierwelt, durchaus schädlich zu sein pflegen und doch mit der Verdauung um so mehr sich verbinden, je höher die Organisation compliciert ist, die Chymussubstanzen, die Fäcalstoffe und Fäulnisgase, Schwefelwasserstoff u. dergl. Eine ganze Reihe derselben entsteht ebenso gut nach dem Tode bei der Verwesung, eben der Fäulnis. Es ist einerseits klar, dass diese Verbindungen, von denen uns viele, wie Ammoniak, Schwefelwasserstoff, Schwefelammonium, schlechthin als Gifte erscheinen, von Anfang an mit der tierischen Organisation in nähere Berührung kommen mussten, daher sie von Anfang an der Anpassung eine bestimmte Richtung vorschreiben. Und wie bei der Arbeitsteilung des Protoplasmas von den

einfachsten Tieren an, beim Infusor bereits oder noch mehr bei den Metazoen in immer gesteigertem Verhältnis ein Teil des Leibes eine dauernde Berührung mit diesen Substanzen, welche der äußeren Haut, oder beim Infusor dem Exoplasma, mehr weniger schädlich sein würden, eingeht, so ist es der Organisation auch möglich, ganz und gar solchen Stoffen sich anzupassen. Die Richtung ist normaliter vorgezeichnet.

Unter diesen Gesichtspunkt gehört vor allen Dingen der Parasitismus. Je mehr das Tier zum Entoparasiten oder besser zum Darmschmarotzer herabsinkt, um so mehr überwiegt diese Anpassung an eine Umgebung, die sonst nur das Darmepithel zu ertragen vermag. Sie ist nichts als eine einseitige Ausprägung regelmäßig gegebener Differenzierung. Es ist klar, dass die Einseitigkeit nur geschehen kann auf Kosten der übrigen Richtungen, namentlich der animalischen Funktionen, Empfindung und Bewegung. Schon bei Schmarotzern aus den untersten Gruppen der Metazoen wird die Bewegung so weit herabgedrückt, dass selbst die Nahrungsaufnahme und -verteilung durch Wanderzellen, die bei ihnen aus leicht erklärlichen technischen Gründen noch nicht beobachtet wurde, aus inneren höchst unwahrscheinlich ist. Der Möglichkeit, dass echte Schmarotzer als Kraftquelle nicht die Oxydation, sondern die Spaltung complicierter Verbindungen benutzen, so gering sie ist, haben wir an anderer Stelle gedacht. Sie kommt bei freilebenden Tieren nicht in Rechnung.

Ähnlich, wie die Darmschmarotzer, sind aber Tiere zu beurteilen, die in faulenden Substanzen leben, in einer Atmosphäre von Fäulnisgasen, anstatt von Stick- und Sauerstoff, oder doch in einer Umgebung, in der die ersteren einen hervorragenden, für die meisten Geschöpfe todbringenden Anteil ausmachen. Hierher gehören viele Tiere, die eine Art Übergang zwischen Wasser- und Landtieren ausmachen und als Aas- und Mistliebhaber bekannt sind (s. u.). Bei ihnen handelt es sich durchweg um ein Medium, das, so widerstrebend es dem normalen Tierkörper zu sein scheint, doch nur durch organische Zersetzungsprodukte verderbt wird; diese aber liegen in der ursprünglichen Anpassungsweite der tierischen Organisation einbeschlossen.

Aber auch Tiere, von denen man a priori solche Accommodation nicht erwartet, scheuen derartigen Aufenthalt nicht. Die tropischen Sumpfniederungen, mit ihren Miasmen und oft bei der Schnelligkeit der Fäulnis verpesteten stehenden Gewässern haben diese, wie es scheint, keineswegs arm und unbelebt, und selbst ein so zartes Tier, wie die *Crambessa*, scheint in Südostafrika nach Stuhlmann's Schilderungen derartige Lokalitäten aufzusuchen. Bei uns sind eine Reihe von Infusorien bekannt, welche in nichts weniger als reinem Wasser vortrefflich gedeihen, *Vorticella microstoma* gemein in fauligem Wasser, stinkenden Pfützen u. dergl., *V. convallaria* in mäßig verdorbenem Wasser, *Carchesium spectabile* in ziemlich stinkendem Flusswasser, *Stylonychia pustulata* in Mistpfützen und ähnlichen Flüssigkeiten, *Paramaecium aurelia* massenhaft in fauligen Aufgüssen, *Colpidium colpoda* in stehendem, stinkendem Süßwasser,

Cyclidium glaucoma in fauligen Aufgüssen u. a. m. Ähnlich manche Flagellaten. Es ist gewiss bemerkenswert, dass von den betreffenden Arten kaum eine einzige in klarem Süß- oder Seewasser vorkommt, Beweis genug, dass es sich um ganz spezielle Anpassung handelt.

Das Großartigste in dieser Hinsicht leisten zweifellos die nach der Art ihres Stoffwechsels den Tieren anzureihenden Bakterien. Wir brauchen die biologische Vielseitigkeit dieser kleinsten Lebewesen nicht erst zu erörtern, sie liegt zum großen Teil in derselben Richtung wie bei den Schmarotzern. Am abnormsten erscheinen vielleicht die Schwefelbakterien oder Beggiatoen, deren lange, gerade, undeutlich gegliederte Fäden, den Oscillatorien gleich in kräftig schwingender Bewegung, von dunklen Körnchen reinen Schwefels erfüllt sind. »Sie finden sich teils in faulendem Wasser stinkender Gräben, in Fabrikwassern etc., teils in Mineralquellen und besonders in schwefelhaltigen Thermen«, so in den Pyrenäen-, Alpen- und Euganeenbädern, in denen von Aachen, Warmbrunn, Baden bei Wien etc. Sie bedingen (nach Cohn) die Entwickelung des Schwefelwasserstoffs, indem sie die schwefelsauren Salze zersetzen; *B. mirabilis* und *pellucida* bedecken im Brackwasser der Seeküsten sowie auf dem Grunde der Seeaquarien Steine, tote Tiere und Algen und entwickeln so reichlich Schwefelwasserstoff, dass der eisenhaltige Sand durch Bildung von Schwefeleisen sich schwärzt und Tiere und Algen in der Umgebung getödtet werden. Schwefelwasserstoff ist ihr eigentliches Lebenselement.

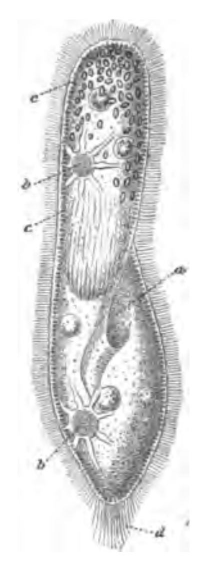


Fig. 78. *Paramaecium aurelia.* *a* Mund, *b* Contractile Blasen, *c* Trichocysten, *d* ebensolche mit herausgeschnelltem Faden. (Aus Leunis).

Schließlich darf man unter diese Kategorie auch den Stoffwechsel der Pflanzen subsumieren, die Thatsache nämlich, dass alle diese Fäulnisprodukte für das vegetabilische Protoplasma wichtige Nährstoffe darstellen, während die anorganischen Giftstoffe, die schweren Metalle etc. ihnen in ähnlicher Weise schädlich sind, wie den Tieren.

Unter diesen letzteren ist im allgemeinen den tieferstehenden die weitgehendste Anpassung gestattet; sind sie doch noch auf der Stufe des Lebens, wo nach allen Richtungen hin Anschmiegen und Ausnutzung tastend versucht wird; je weiter in irgend einer Richtung (und sie hat sich allmählich immer bestimmter ausgeprägt) die Organisation sich durch Arbeitsteilung compliciert und erhöht, um so beschränkter wird die Weite der Accommodation, um so schärfer die Bahn abgegrenzt. Aber auch auf jener untersten Stufe sind es doch nur gewisse, mit dem Stoffwechsel während des Lebens oder nach dem Tode verbundene chemische Verbindungen (wenn auch eine große Zahl), an die als etwas Verwandtes die Anpassung möglich ist. Noch fehlen sowohl die Pflanzen, als

Tiere, als Spaltpilze, welche die Anpassung an die Salzsäuredämpfe oder die schweflige Säure der Vulkane oder Hüttenwerke etc. durchgesetzt hätten. Der einzige Fall, der scheinbar aus diesem Rahmen herausfällt, die Abscheidung starker Schwefelsäure in den Speicheldrüsen einer ganzen Reihe von Schnecken ist, wenn auch in ihrer Bedeutung für die Zerstörung des kohlensauren Kalks der Beutetiere, Mollusken und Stachelhäuter (133), so doch noch nicht in ihrer Entstehung völlig aufgeklärt, hat immerhin in der starken Ameisensäure in manchen tierischen Giftwerkzeugen, Nesselkapseln der Cnidarien, Stacheln der Hymenopteren, eine gewisse organische Parallele und kann als einzige Exceptio die Regel nicht umstoßen.

Soweit die erste Reihe organischer Verbindungen, die mit dem normalen Stoffwechsel sämtlicher Tiere zusammenhängen.

Anders die zweite Reihe, welche die spezifischen organischen Gifte umfasst. Sie scheinen sowohl bei Pflanzen wie bei Tieren unter dem Einfluss ganz bestimmter Constellationen im Kampfe ums Dasein entstanden zu sein*). Am allgemeinsten sind bei niederen Tieren die Nesselkapseln der Cnidarien verbreitet, deren ursprüngliche Leistung das einfache Ergreifen der Beute zu sein scheint. Und wenn die Ameisensäure in ihnen eine recht einfache organische Verbindung darstellt, so gehören umgekehrt die allereinfachsten Körper, als Schutzmittel abgeschieden, zu den größten Seltenheiten, wie die Blausäure, die ein Tausendfuß (365), und das freie Jod, welches ein Käfer produciert (351), resp. in leicht abscheidbarer Form an ein Secret bindet**). Bei den Giftschlangen ist sicherlich der bequemere Nahrungserwerb, bei giftigen Hautdrüsen, wie sie Kröten und Molche besitzen, eine Kategorie, an welche die mannigfachen Stinkdrüsen sich anreihen, der Schutz das primum agens. Es würde zu weit führen, hier eine Übersicht zu versuchen***). Unter den Pflanzen ist es nicht anders; wenn die meisten ihrer Giftstoffe zur Abschreckung der Tiere, ursprünglich wohl stets gewisser in der Umgebung vorwiegender, entstanden, so werden doch — bei Aaspflanzen — ebensolche Substanzen, zum mindesten sonst abschreckende Ekelstoffe, erzeugt als Lockmittel; *Phallus impudicus* zieht mit seinem Leichengeruch zur Sporenverbreitung Aaskäfer an, mit der ganzen oberirdischen Pflanze, wobei der Schleimüberzug des Sporenlagers denselben Dienst leisten mag, zur Befestigung der Sporen an den

*) Je weiter die Untersuchungen gedeihen, desto mehr Gesetzmäßigkeit scheint sich zu ergeben, namentlich insofern, als oft scheinbar ganz entfernte und von einander unabhängige Specifica auf Verwandtes hinauslaufen; so gehört das Phrynin der Kröten mit dem Digitalin zusammen (393). Und es ist wohl das Xanthin unserer Gewebe, welches den Menschen unter allen möglichen Bedingungen das nächstverwandte Coffein und Theobromin hat auffinden lassen (im Kaffee, Thee, in der Colanuss, in den Blättern von Ilexarten, den Samen von *Paulinia sorbilis* etc. 381).

**) Nach einer Mitteilung Strubell's scheint auch ein javanischer *Julus* freies Jod auszuscheiden (nach Geruch und der Färbung, welche das Secret auf der menschlichen Hand hervorruft).

***) Für die Pflanzen siehe 335.



trocknen Käfern, wie er bei anderen Pilzen von den besuchenden und die Aussaat vollziehenden Nacktschnecken geleistet wird. Manche Phanerogamen entwickeln ähnlichen Geruch in den Blüten, um Aasinsekten, vornehmlich Dipteren, zur Befruchtung und Kreuzung heranzuziehen. Alle diese Gift- und Ekelstoffe sind Specifica, erzeugt unter dem Einflusse irgend welcher Sonderanpassung. Und das erklärt es, warum sie auch keine so durchgreifende Wirkung haben, wie jene erste Reihe organischer oder die anorganischen Verbindungen, daher es auch wohl für jeden dieser Stoffe Tiere giebt, die davon nicht berührt werden, die immun dagegen sind. Hat doch selbst die nikotinhaltige Cigarre ihre Liebhaber auch unter der Tierwelt. Andererseits hat die Erzeugung der Gifte mit der Entwickelung und Wechselwirkung zwischen Tier und Pflanze gleichen Schritt gehalten (s. Einleitung und Kap. 28). Für gewöhnlich stellt man die Frage viel beschränkter, und bei der Untersuchung z. B. des Giftes der Brillenschlange berücksichtigt man experimentell fast immer nur die höhere Tierwelt, die zunächst in Betracht kommt, schwerlich aber nur ein Geschöpf im Abstand des Regenwurms etwa. Der schreckliche Geruch der Mephitis scheint ihr keinen Feind aufkommen zu lassen, außer dem Menschen und einigen von diesem gezüchteten Hunden, nach gebräuchlicher Schilderung. Gilt diese Wehr auch gegen niedere Tiere? Ist der Stinkdachs beispielsweise frei von Ectoparasiten? oder würden sie ihn im Falle des Gebrauches seiner fürchterlichen Waffe verlassen, wie die Säugetierwelt Reißaus nimmt? Schwerlich.

Marshall (25 S. 185) führt einige auffällige Beispiele von Immunität mancher Vögel gegen gewisse giftige Früchte an. »Wir wissen, sagt er, dass Drosseln, denen die von anderen Vögeln gern verzehrten Kermesbeeren schädlich sind, Tollkirschen begierig fressen; im Schlossgarten zu Altenburg sah ich die Amseln in ganzen Scharen die Taxussträucher plündern, Hänflinge genießen gern und ohne Nachteil die scharfen Beeren des Seidelbastes.« Die Fälle ließen sich vielleicht fast so vermehren, wie die Beispiele von Zu- und Abneigung, von besonderer Anziehungskraft der einen Pflanze für eine Tierart, oder eines Beutetieres für seinen Verfolger; wir haben es hier überall mit den Sonderanpassungen der Organismenwelt unter einander zu thun; sie werden um so spezifischer entfaltet sein, je weiter sich die Complication der organischen Schöpfung vollzieht, je höher, wie wir zu sagen pflegen, ein Geschöpf organisiert ist.

Alle solche Sonderanpassungen sind aber secundärer Art, sie kommen erst in zweiter Linie hinter den Einflüssen, die die normalen Erzeugnisse des Stoffwechsels am Lebenden oder Toten ausüben, und erst in dritter hinter den anorganischen Verbindungen, in dem Verhältnis, wie es bei der Schöpfung der organischen Welt vorherrschte. Die letzten sind am meisten in Fleisch und Blut übergegangen, die ersten am wenigsten, sie haben daher den freiesten Spielraum und machen scheinbar die tollsten und unerklärlichsten Sprünge, viele von ihnen wirken nur im Blute, nicht auf der Haut oder im Magen u. s. w. Wir kennen

wohl Tiere, welche unsere stärksten Gifte, wie Strychnin, ohne Nachteil ertragen, aber nicht ein einziges, das als echtes Wassertier eine weit über die normale Concentration des Ozeans hinausgehende Kochsalzlösung auf die Dauer aushielte, und weder Tier noch Pflanze, denen eine schwächere Sublimatlösung nichts anhätte*). Das Tote Meer ist unbelebt, trotzdem es nur normale, dem Leben an und für sich nicht schädliche Bestandteile enthält, die bloß mehr gehäuft sind. Als Beispiel führe ich nur einige Nematoden an, *Heterodera Schachtii* und *Tylenchus tritici*, das Rüben- und Weizenälchen, auf die man ihrer wirtschaftlichen Nachteile wegen genauere Aufmerksamkeit gerichtet hat. Die verwandten, die Anguilluliden überhaupt, können sehr wechselnde natürliche Einflüsse ertragen, da viele in der Erde, andere als Pflanzenschmarotzer, wieder andere im Süßwasser, und endlich in der See leben. Für *Heterodera* hat Strubell constatiert, dass die Embryonen noch gut gedeihen bei Anwesenheit von 1,2 bis 3 % Kochsalz. Dagegen ist nach demselben Beobachter und nach Willot eine fünfprocentige Lösung ein absolutes Gift für beide Älchen. Diese Tiere sind also gegen eine geringe Concentration des für uns zunächst unschädlichen Chlornatriums äußerst empfindlich, und doch hat Davaine constatiert, dass die Nematoden gegen Morphium, Belladonna, Atropin, ja Curare und Strychnin gefeit sind (135); dabei ist bekanntlich die niedere Tierwelt keineswegs allgemein für Narcotica unempfindlich, und Chloralhydrat z. B. kann gebraucht werden, um Actinien und Bryozoen einzuschläfern und dann im ausgestreckten Zustande zu conservieren. Alaun narcotisiert Polychaeten (134). Und kürzlich zeigte v. Lendenfeld die starke Einwirkung der im physiologischen Laboratorium üblichen organischen Gifte auf Schwämme (355).

Es fragt sich, ob irgend ein Wirbeltier in seinem Verhalten gegen Chemicalien derartig von uns abweicht, wie jene Nematoden. Jedenfalls ist es unwahrscheinlich. Richet's Versuche an einem Seefisch, *Julis vulgaris*, deuten gewiss auf das Gegenteil (136). Er stellte sie hauptsächlich mit Natronsalzen an und bestimmte die Concentration, bei der das Leben noch vierundzwanzig Stunden erhalten blieb. Dann wurde die Menge der Säure oder des Halogens nach dem Natrium berechnet und die Reihe gebildet. Am meisten wurde Chlor vertragen, 71 Gramm in einem Liter. Die relativen Werte stellen sich folgendermaßen:

Chlor	25,0
Salpetersäure	5,4
Schwefelsäure	5,3
Fluor	3,5

*) Solche Fälle, wie Fliegenmaden, die im Kochsalz, d. h. zwischen festen Krystallen aufwachsen, oder wie Insektenlarven, denen mehrstündiger Aufenthalt in Sublimatlösung nichts anhat, bilden natürlich nur scheinbare Ausnahmen, da die ersteren durch ihr festes Chitin, letztere durch Luft zwischen ihrem Haarbesatz gegen die direkte Berührung und Aufnahme geschützt sein können.

Brom	3,3
Ameisensäure	2,2
Chlorsäure	2,1
Weinsäure	2,0
Salpetrige Säure . . .	1,9
Essigsäure	1,9
Citronensäure	1,6
Jod	1,0
Oxalsäure	0,8
Salicylsäure	0,22

Die Natronsalze der Oxal- und Salicylsäure werden also am wenigsten vertragen, ein Resultat, welches der Wirkung auf unseren Körper ungefähr entsprechen wird. Freie Säuren und Alkalien wirkten sehr giftig, ebenso die meisten übrigen Metalle, am wenigsten noch Calcium und Magnesium.

Das Resultat ist hier somit viel weniger überraschend, als bei den Nematoden; naturgemäß, der Fisch steht uns weit näher. Dass Chlornatrium in erster Linie kommt, ist beim Seefisch zu erwarten. Kurz, die mühsame Versuchsreihe bestätigt bloß, dass in erster Linie die Anpassung sich den Metallen zugewandt hat, die in der Natur von Anfang an maßgebend sind und zwar in derselben Reihenfolge wie dort, Natrium, Calcium, Magnesium. Bezüglich der gebundenen Säuren kommen zunächst nur die in Betracht, die in der Natur am meisten in löslichen Salzen verbreitet sind, und da zeigt die Reihe ungefähr, dass die Maßverhältnisse des Meerwassers eingehalten werden; höchstens fällt es auf, dass das Nitrat verhältnismäßig so gut ertragen wird. Darf man daran denken, dass die Salpetersäure ein Zersetzungsprodukt des Stoffwechsels darstellt und daher dem Protoplasma adäquat ist? Das würde freilich mehr auf die Pflanzen passen. Im Übrigen zeigt sich betreffs organischer Säuren, die in der Natur kaum jemals (mit Ausnahme der Ameisensäure) in die Lebensverhältnisse des Junkerfisches eingreifen, eine von der Wirkung auf unseren Organismus wenigstens nicht allzu verschiedene Reaktion.

B. Süfswasseranpassung im Besonderen.

Nach den voranstehenden Erörterungen sind die chemischen Unterschiede zwischen Süßwasser und Salzflut in erster Linie maßgebend. Die Größe und das Gleichmaß des Ozeans bringt es mit sich, dass Fäulnisprodukte, die bei der conservierenden, bakterienfeindlichen Wirkung des Kochsalzes auch langsamer sich bilden, sich in ihm viel weniger anhäufen können, als sie es unter Umständen im Süßwasser thun. Entsprechend geht von diesem aus die Anpassung an derartige Flüssigkeiten viel eher vor sich; man könnte sie sehr wohl als eine besondere Kategorie des tropfbarflüssigen Mediums hinstellen. Sie bieten, wie bereits angedeutet, mannigfache Übergänge zum Landleben.

Die Anpassung an Mineralwasser, der Lage nach in den meisten Fällen von der Süßwasserfauna ausgehend, würde eine andere Reihe ausmachen, die uns ferner liegt.

Die Schwierigkeit, die Übertragung von einem Fluidum ins andere auszuhalten, liegt in der verschiedenen Diffusionsfähigkeit derselben. Gruber züchtete *Actinophrys sol*, die im Meere und im Binnenwasser vorkommt, u. a. Die Süßwasserform ist durch die größere Menge von Vacuolen unterschieden, welche das Plasma schaumig erscheinen lässt. Setzt man die Salzform in Süßwasser, so tritt bald der Tod ein. Bei allmählichem Aussüßen dagegen stellt sich bald die größere Vacuolenmenge ein. Dennoch vermag sie nicht dauernd zu existieren, da die Vacuolen nicht die zur Ausscheidung nötige Kraft haben, diese vielmehr erst durch langsame Naturzüchtung erworben wird. Auch die marine *Amoeba crystalligera* wird im Süßwasser außerordentlich vacuolenreich. Die Erklärung findet Gruber darin, dass das Süßwasser leichter in die Gewebe diffundiert als das Seewasser. Die Vacuole aber hat weniger eine secretorische Bedeutung, als die Aufgabe, überflüssig eingedrungenes Wasser zu entfernen. — Bei Metazoen entsteht natürlich eine schwierige Complication durch die Frage, welche Gewebselemente oder Organe von der Diffusion beeinflusst werden. Eisig (78) hat sie für die Capitellen experimentell gelöst. Die roten Würmer sterben bei plötzlicher Überführung in das Süßwasser augenblicklich, indem sie eine weißliche Farbe annehmen. Dabei diffundiert der Farbstoff aus den roten Blutscheiben der Hämolymphe heraus, diese quellen auf und platzen. Aussüßung zeigt die Übergänge. Es unterliegt keinem Zweifel, dass die Gewöhnung an das Brackwasser lediglich der allmählichen Adaptation der roten Blutscheiben zu danken ist.

Schließlich kann man auf die ganz allgemeine, von Auerbach constatierte Thatsache hinweisen, dass gewisse Innenkörper der Zellkerne, Nucleoli u. a., in stärkeren Kochsalzlösungen aufquellen und schwinden (125).

Bei speciellen Experimenten betr. des Überganges von Süß- zum Salzwasser oder umgekehrt hat man vorwiegend das Natriumchlorid berücksichtigt. Es wäre gewiss wünschenswert, dass die Versuche mehr von den hier angegebenen Gesichtspunkten aus, unter verschiedenen Combinationen der im Meerwasser gelösten Substanzen, vorgenommen würden; sie dürften noch mehr Einblick in die Werkstätte der Natur gewähren. Am wichtigsten bleibt es, die Natur selbst auf ihren Pfaden zu verfolgen; daher wir der Ostsee besonderes Interesse geschenkt haben. Eine Localität, wie der Dicksonhafen, der im Sommer süß, im Winter salzig ist, wie das Meer, wie es solcher noch genug giebt, an Strommündungen, die je nach dem mit der Jahreszeit schwankenden Süßwasserzufluss verschieden ausgesüßt werden — bietet eine vortreffliche natürliche Beobachtungsstation, und Stuxberg's Untersuchungen, die wir erwähnten, beanspruchen hohe Beachtung, ebenso wie die Züchtungsversuche Schmankewitsch' an Branchiopoden. Sodann haben wir

verschiedene Reihen von Erfahrungen, die experimentell durch Übertragen von Seetieren in Süßwasser gewonnen sind. Dass unter den einheimischen Fischen, die jetzt rein im Süßen leben, der Stichling der einzige ist, der selbst den plötzlichen Wechsel von Salzig und Süß ohne jeden Nachteil übersteht (nach SEMPER), wundert uns weniger, nachdem wir die junge Entstehungsgeschichte desselben kennen gelernt haben. Parasitische Copepoden an Wanderfischen müssen gegen den Wechsel ebenso gefestigt sein, wie ihre Wirte. Ein *Gammarus*, *G. rhipidiophorus*, lebt unterschiedslos in den Brunnen von la Ciotat in salzigem oder süßem Wasser, ebenso indifferent ist ein nordamerikanischer Blutegel, *Cystobranchus vividus* (121 S. 75). Im Allgemeinen aber sind alle diese Formen unter den Wirbellosen (nur die Wirbeltiere des Wassers zeigen zahlreiche Ausnahmen) Seltenheiten; der Wechsel des Mediums hat bei weitem in den meisten Fällen, wenn er plötzlich eintritt und sich auch nur auf einen Bruchteil des normalen Unterschiedes zwischen süßem und Ozeanwasser beschränkt, Erkrankung und Tod zur Folge. Als charakteristisches Beispiel sei hier nur der Versuch, der während der Orientierungsfahrt der Pommerania in den deutschen Meeren angestellt wurde (4), angeführt. Tiere, die im Kattegat und im Großen Belt am Boden gefangen waren, wurden in das der Oberfläche entnommene Wasser gebracht. Sie starben sämtlich in Folge des geringeren Salzgehaltes der oberen Wasserschichten (auf den wir früher hingewiesen haben) rasch ab. Der Versuch ist deshalb besonders lehrreich, weil er sich bloß auf verschiedene Wasserschichten, beide als salzig geltend, erstreckt.

Es wäre zu umständlich, hier ausführlich auf Versuche einzugehen, welche wie die von BEUDANT, PLATEAU, PAUL BERT, RAUBER denselben Beweis liefern, dass Seetiere kein Süßwasser, und Süßwassertiere auch selbst einen geringen Salzgehalt auf die Dauer nicht zu ertragen vermögen, sie gehören unter denselben Gesichtspunkt und würden nur dann unser Interesse stärker erregen, wenn es gelänge, besondere Beziehungen zu natürlichen Anpassungsverhältnissen herauszufinden*). Vielleicht darf man hier aus RAUBER's Ozeanversuchen (310) die Thatsache heranziehen, dass *Astacus fluviatilis* in einer $1^1/_2$ prozentigen Kochsalzlösung während weniger Stunden starb, während *Asellus aquaticus* in einer solchen oder doch nur wenig schwächeren bereits mehrere Tage aushielt. Man könnte sehr wohl daran denken, dass die Wasserassel einen viel jüngeren Einwanderer darstellt, als der Flusskrebs, womit stimmen würde, dass sie die Reise um den Erdball noch nicht vollendet hat, wie

*) A. DE VARIGNY (349) fand, dass *Beroë ovata*, in Süßwasser gebracht, sofort sich zusammenzieht und stirbt. In einer Mischung gleicher Teile See- und Süßwasser zieht sie sich zusammen, erholt sich aber wieder, wenn sie nach 15 Minuten in Meerwasser zurückversetzt wird. Ein Teil Süßwasser auf drei Teile Seewasser wirkt ebenso, ein Teil Süßwasser auf fünf Teile Seewasser wirkt gar nicht. 2 % Kupfervitriol, dem Meerwasser zugesetzt, werden schnell tötlich, 1 % Kaliumbichromat innerhalb einigen, 1 % Bittermandelöl innerhalb 18 Stunden u. s. w.



sie von STUHLMANN in Südostafrika vermisst wurde. Man würde sie bei ihrer geringeren Größe und ihrer Häufigkeit unbedingt erwarten. Bei aller Unsicherheit des paläontologischen Beweises, der namentlich durch die bessere Versteinerungsfähigkeit der großen hartschaligen Flusskrebse getrübt wird, darf man immerhin darauf hinweisen, dass *Astacus*-ähnliche Formen vom Carbon an bekannt, Aselliden aber fossil überhaupt noch nicht nachgewiesen sind.

Am wenigsten dürfen wir hier die von SEMPER und CREDNER bereits verwertete vortreffliche Versuchsreihe von BEUDANT übergehen, die er mit fünfzehn marinen Schaltieren, nämlich sechs Prosobranchiern, acht Muscheln und *Balanus striatus* sämtlich aus verschiedenen Gattungen angestellt hat. Bei direkter Übertragung in Süßwasser starben alle; eine allmähliche Aussüßung vertrugen umgekehrt alle bis zu einem gewissen Grade. Der Übergang wurde sehr allmählich bewerkstelligt, so zwar, dass das Experiment am 1. Januar begann und nach acht Monaten die Aussüßung vollzogen war. Die Kontrole wurde dadurch ausgeführt, dass eine gleiche Anzahl von jeder Art in reinem Seewasser belassen wurde, woraus die Aquariumssterblichkeit der einzelnen Species überhaupt ermittelt wurde. Da zeigte sich dann, dass die halbe Aussüßung am 1. Juni von allen Arten ertragen war, wenn auch nicht in gleichem Maße. Ganz oder fast ganz unberührt von der Veränderung waren *Patella vulgata*, *Turbo neritoides*, *Purpura lapillus*, *Arca barbata*, *Venus maculata*, *Ostrea edulis*, *Fissurella uncibosa*, *Cardium edule*, *Haliotis tuberculata*, *Tellina incarnata*, *Buccinum undatum*, wobei die letztgenannten schon eine gewisse schädliche Einwirkung der Aussüßung verraten; diese steigert sich beträchtlich bei der Lazarusklappe (*Chama lazarus*) und *Pecten varius*, so dass bei den letzten im Seewasser von 20 erst 1 Exemplar, im ausgesüßten dagegen 13 eingegangen sind. Anders ist das Verhalten im ganz süßen. Am 1. September war die Aussüßung vollendet, 14 Tage darauf wurde die Zählung vorgenommen. *Patella*, *Turbo*, *Purpura* und *Arca* hatten im süßen ebenso gut ausgehalten wie im salzigen, *Cardium*, *Venus* und die Auster waren im süßen nur wenig mehr zurückgegangen, dagegen hatte von *Fissurella*, *Haliotis*, *Buccinum*, *Tellina*, *Pecten* und *Chama* kein einziges Exemplar die Aussüßung überstanden. Noch sind *Mytilus edulis* und *Balanus striatus* gar nicht erwähnt, und zwar aus dem Grunde, weil sie sich sowohl gegen das Einsetzen ins Aquarium, wie gegen die Aussüßung völlig gleichgiltig verhalten. Namentlich war von den beiden Mytilusgruppen zu je 30 nicht ein Individuum verloren gegangen.

Ein Vergleich dieser Marseiller Versuche mit den natürlichen baltischen Verhältnissen, wenn er sich auch nur auf einige Formen, und meist Gattungen erstrecken kann, ist immerhin lehrreich. Auch in der Ostsee geht ein *Balanus* bis weit ins Süße, und *Mytilus* bis weit nach Osten, ebenso *Cardium edule*. Auch hier beschränkt sich die *Tellina* auf das Westbecken; mit der Auster aber, so gut sie auch sonst das Einsetzen in Süßwasserteiche oder wenigstens schwach brackisches

Wasser verträgt, sind alle Anstrengungen, sie in der Ostsee, wo sie früher bei größerem Salzreichtum hauste, wieder anzusiedeln, bekanntlich fehlgeschlagen. Man vermutet, dass die Jungen nicht die Widerstandsfähigkeit gegen das Medium besitzen, wie die Alten, eine allerdings auffallende Thatsache, da wir früher bereits die Unempfindlichkeit junger Ostreen gegen regelmäßiges, täglich wiederholtes Trockenlegen berichten konnten. Die BEUDANT'schen Versuche würden also erst dann volle Beweiskraft für die Adaptationsfähigkeit der behandelten Arten erhalten, wenn sich dieselben im veränderten Medium fortpflanzten; man kann — um auf eine zweite Schwierigkeit hinzuweisen — hinzufügen, wenn sie an Gewicht zunähmen, ein Punkt, der um so mehr Bedeutung hat, als die echten baltischen Tiere durchweg Kummerformen sind, auf die wir gleich zurückkommen.

Die Empfindlichkeit der Jugendformen ist zunächst jedenfalls sehr verschieden. Im allgemeinen wird man erwarten, dass die Biegsamkeit der Constitution in der Jugend am größten ist. Ja man wird dies geradezu zu einem der wichtigsten Naturgesetze erheben dürfen, auf dem eine der auffallendsten Thatsachen der gesamten Systematik beruht. Der Umstand, dass benachbarte Arten bei vielen Tiergruppen nicht durch eine verschwimmende Reihe von Varietäten mit einander verbunden sind, sondern gewissermaßen sprungweise, wenn auch in kleinen Intervallen, aneinander sich anreihen, kann auf der einen Seite, wie die Descendenztheorie meist annimmt und verschiedentlich zu begründen versucht hat, auf dem Aussterben der Zwischenformen beruhen, es kann auf der anderen aber ebenso gut dadurch erklärt werden, dass die Artbildung nicht von erwachsenen, sondern von jungen Individuen, welche durch irgendwelche Isolierung oder Verschleppung (meist eines trächtigen Muttertieres) neuen Verhältnissen unterworfen werden, ausging. Die Beeinflussung während des Wachstums muss dann gleich, in irgend welcher neuen Richtung, einen bestimmten neuen Charakter schaffen, welcher dem der Stammart mehr oder weniger scharf gegenüber steht. Und die Migrationstheorie MORITZ WAGNER's, welche über das Ziel hinausschießend alle Artbildung einseitig auf derartige Isolierungsfälle gründen will, läuft auf derartige Annahmen hinaus. Ja man kann den Teil des biogenetischen Grundgesetzes, der auf die größere Ähnlichkeit der Jugendformen als ein Argument für gemeinsame Abstammung hinweist, vielleicht einfach auf diese Form der Artbildung, die lediglich an Jugendzuständen operiert, zurückführen. Solche größere Biegsamkeit der Jugendformen ist es, um bei unserem Thema zu bleiben, welche nur die kleineren Flundern in die Flüsse aufsteigen lässt.

Um so auffallender ist nun die, wie es scheint, richtige Vermutung, dass bei der Auster die Jugendformen keinen Wechsel des Mediums, ob süß ob salzig, ertragen sollen, den doch die Alten leicht überstehen. Auch hierfür ist natürlich ein Grund leicht gefunden, die Jungen sind zarter als die Alten, also auch gegen Wechsel empfindlicher. Manche Eigentümlichkeiten der potamophilen Fauna sprechen allerdings dafür.

Man könnte das starre Festhalten der Amphibienlarven am Wasserleben (oder die gleiche Eigentümlichkeit der Landkrabben) dahin rechnen; näher liegen die Verhältnisse bei den Weichtieren. Hier sind es zwei Gruppen des Süßwassers, die sicherlich ihren Weg unmittelbar vom Meere aus genommen haben, die Vorderkiemer und die Muscheln. Unsere Süßwassermuscheln aber haben durchweg sorgliche Brutpflege, die Cycladiden, indem sie die Embryonen bis zu kräftiger Reife in den Brutbehältern der Kiemen bewahren, die Najaden, indem die Larven nach zeitiger Ausstoßung aus dem Brutraum ein schützendes Schmarotzerleben in der Haut der Fische durchmachen. Bei den Prosobranchiern ist gerade unsere größte Form, die *Paludina*, lebendiggebärend, alle übrigen, welche Eier legen, stehen um ein mehrfaches an Körpervolum hinter ihr zurück. Kleine Formen aber sind durchweg die schmiegsameren, bei der *Paludina* dagegen werden die Jungen zunächst vom Leibe der Mutter beschützt, wahrscheinlich ursprünglich gegen das fremde Medium.

Die Unioniden legen aber einen anderen Gedanken nahe, die Schwierigkeit der Süßwasseranpassung betreffend, und auch mit dem Landleben in engster Beziehung. Es scheint im Süßwasser bedeutend schwieriger, Kalk in die Gewebe aufzunehmen und abzuscheiden, als im Seewasser, und dieses Hindernis, dem man bisher nur vereinzelte Beachtung geschenkt hat, scheint beinahe so stark wie die Überwindung des Wechsels im Salzgehalt.

Schwierigkeit der Kalkablagerung in den Geweben der Süßwassertiere.

Alle Kalkgebirge von den alten Marmoren in der Gneißformation sind, wie früher bemerkt, auf den Einfluss der Organismen zurückzuführen. Dabei waltet aber ein principieller Unterschied ob zwischen den marinen und den Süßwasserablagerungen. Die ersteren sind sämtlich tierischen, die letzteren meist pflanzlichen Ursprungs. Der Kalk der marinen Sedimente ist außerdem durchweg durch die Gewebe der Tiere hindurchgegangen, er ist durchweg aus Skeletteilen gebildet; ganz anders bei den Süßwassertuffen. Hier ist das Calciumcarbonat die Hauptsache, welches den Pflanzen sich auflagerte (323), und die animalischen Petrefakten können nur als zufällige Einschlüsse betrachtet werden. (Gelegentlich nur kommen starke Anhäufungen von Schalendetritus vor als sogen. Seekreide).

Offenbar ist der chemische Vorgang bei beiden Arten von Sedimenten ein grundverschiedener, bei den Süsswasserbildungen leicht verständlich, bei den marinen dagegen noch in das dunkelste Geheimnis der Protoplasmasubstanzen verhüllt.

Zunächst sind es eine Anzahl von Pflanzen, welche in ihren Zellen Kalk aufsammeln. Unter den Landpflanzen hat wohl keine so kalkreiche Asche, als die Charen des Süßwassers, bei *Chara foetida* ca. 55% und fast nur als Karbonat. Bekanntlich wird aber auch hier von den Nulli-

poren oder Kalkalgen des Meeres das Maximum geleistet, *Lithothamnium nodosum* ergab in der Analyse 84% Kalk (132). Aber diese Thätigkeit ist bei weitem nicht die wichtigste. Die Nulliporen haben zwar zu gewaltigen Ablagerungen während der Secundär- und Tertiärzeit geführt, aber eben doch nur im Meere.

Im Süßwasser ist es der normale Stoffwechsel der grünen Pflanzen, d. h. der Verbrauch von Kohlensäure zur Assimilation, welcher dem Wasser damit die Fähigkeit, das Kalkkarbonat zu lösen, entzieht und damit das Bikarbonat in den einfach kohlensauren Kalk verwandelt und auf der Oberfläche der Gewächse niederschlägt.

Eine derartige Thätigkeit ist natürlich beim Meerwasser schlechtweg ausgeschlossen, aus dem einfachen Grunde, weil in ihm die Karbonate nur eine ganz untergeordnete Rolle spielen, während die Chloride die Führung übernehmen. Zwei Durchschnittsanalysen (132) zeigen es deutlich.

	Ozeanwasser	Flusswasser
Karbonate	0,21	60,1
Sulfate	10,34	9,9
Chloride	89,45	5,2
Sonstiges	—	24,8
	100,0	100,0

Unter den Resten sind Kieselsäure, Thonerde, Eisenoxyd, Phosphate, Nitrate, organische Substanzen u. s. w. zu verstehen. Lässt man sie unberücksichtigt, so erhöht sich der Gehalt an Karbonaten im Flusswasser sogar auf 80, der der Sulfate auf 13, der der Chloride auf 7 (Summa 100).

Demnach kann im Meere jener einfache Vorgang nicht in Frage kommen. Vielmehr ist dort bei den Pflanzen, und bei allen Protoplasma Tieren überhaupt die Kalkablagerung als eine inhärente Eigenschaft des Protoplasmas aufzufassen.

An und für sich kann es den tierischen Geweben unmöglich leicht geworden sein, kohlensauren Kalk abzuscheiden. Vielmehr muss a priori die von ihnen fortwährend gebildete Kohlensäure eigentlich unausgesetzt in entgegengesetztem Sinne bestrebt sein, bereits gebildetes Kalkskelet wiederum als Bikarbonat zu lösen und wegzuführen. Und die Versuche, die man angestellt hat zum Beweise, dass auch totes Eiweiß im Stande ist, Kalk abzuscheiden (als Calcosphäriten, Oolithe u. dergl.), zeigen eben die nackte Thatsache, ohne über die beregte Schwierigkeit des Stoffwechsels hinüberzuhelfen.

Ja es erscheint fraglich, ob die erste Skeletbildung (von erhärtenden protoplasmatischen Stoffen, Cellulose*), Conchyolin, Chitin und sonstigen Cuticularsubstanzen abgesehen) Kalk gewesen ist oder Kiesel. (Und,

*) Nach Ambronn's neuen Untersuchungen (350) kommt Cellulose nicht nur bei Tunicaten, sondern als häufiger Begleiter des Chitins bei Arthropoden, sowie vereinzelt bei Mollusken vor.

wie die uralten Brachiopoden, *Lingula* zeigen, könnte man selbst schwanken, ob zuerst mehr Calciumkarbonat, oder -phosphat gebildet wurde.) Die Kieselsäure wiegt bei den niedersten Organismen entschieden vor bei den Diatomeen, Radiolarien, Kieselschwämmen; die Pflanzen haben ihre Ablagerung vielfach sich bewahrt, in den Equiseten, Gramineen, Cyperaceen; immerhin ist es sehr bemerkenswert, dass die höchste Klasse, die der Dicotyledonen, die kieselärmste ist. Bei den Tieren sind es nur geringe Kieselspuren, die von den höheren noch aufgenommen werden, bis zu dem geringen Gehalte der Vogelfedern. Eine erste Verwendung des Kiesels zur Skeletbildung in den Biokrystallen (306) würde selbst die allerweiteste Perspective auf den Anfang des organischen Lebens überhaupt zulassen bei der Bedeutung des Kohlenstoffs für die organische, des Siliciums für die anorganische Welt, bei ihrer Übereinstimmung in der Valenz, ihrer Beschränkung auf den festen Aggregat-Zustand etc.

Es scheint also, dass anfangs Kiesel und Kalk sich um die Herrschaft im Skelet gestritten haben; erst allmählich entschied sich die Organisation zu Gunsten des Kalkes.

Und da ist eine gewisse Stufenfolge in der Constitution der Tiere unverkennbar in Bezug auf die Energie, mit der ihre Gewebe sich des Kalkes bemächtigten. Ein Wirbeltier ist ganz anders befähigt, für die Knochenbildung sich das nötige Quantum zu verschaffen als ein Weichtier etwa, und das Vertebratenskelet wird erst rachitisch, wenn man ihm im Futter alle Kalkzufuhr abschneidet. Wahrscheinlich hängt die Fähigkeit der Kalkablagerung mit dem Grade zusammen, in dem sich das Salz mit den Geweben verquickt. Bei den Cephalopoden z. B., speciell bei dem Sepienschulp, laufen neuere Ansichten darauf hinaus, dass von den verschiedenen Lagen das Tier im wesentlichen schichtweise die organische, cuticulare Grundmasse erzeugt, die anorganische Einlagerung soll dann von selbst, durch Contacteinfluss dieser Lagen auf das Meerwasser sich bilden. Bei den Echinodermen bilden die Kalkspicula gesonderte unvollkommene Krystallindividuen, die untereinander zusammenhängen, und die Entkalkung des Gewebes lässt an ihrer Stelle Lücken hervortreten. Das Gegenteil sind etwa die Knochen der Wirbeltiere, bei denen die gegenseitige und innige Durchsetzung von Salz und Gewebe so weit geht, dass durch die Auslaugung des Kalkes so gut wie keine Gewebslücke entsteht.

Außer dieser immer inniger werdenden Verbindung von Organischem und Anorganischem dürfte noch ein zweites Moment, mit dem ersten eng zusammenhängend, Beachtung verdienen, die allmähliche zeitliche Erwerbung nämlich. Je älter eine solche Verbindung, bei gleicher Innigkeit, um so fester sitzt sie im Blute, je jünger, um so leichter kann sie vermutlich wieder gelockert werden.

Unter diesen Gesichtspunkten lässt sich wohl die Bedeutung des Kalkes für den Übergang vom Seewasser ins Süße und vielleicht, wie wir sehen werden, auf das Land verstehen.

Als Grundsatz gilt die leichtere Kalkabsonderung im Salzwasser*).

Die Schwierigkeit bei der Aussüßung tritt vielleicht am klarsten bei den Weichtieren entgegen. MÖBIUS (Wirbellose Tiere der Ostsee) stellt das Verkümmern der baltischen Mollusken in eine Linie mit der Reduktion des Körpervolumens im Brackwasser überhaupt; natürlich ist die Verkümmerung danach im östlichen Becken der Ostsee am stärksten. »Bei Kiel wird *Mytilus edulis* 8—9 cm lang, im östlichen Becken (z. B. auf der Stolper Bank, bei Gotland, bei Dalarö) erreicht diese Muschel nur noch 3—4 cm Länge. *Mya arenaria*, *Tellina baltica* und *Cardium edule* differieren im östlichen Becken bis Gotland hin weniger von den Individuen derselben Arten im westlichen Becken, als Mytilusindividuen beider Becken von einander. Die Ursache dieser Erscheinung ist darin zu suchen, dass diese drei Muscheln auch in dem westlichen Becken den größten Teil des Jahres von schwach gesalzenem Wasser umgeben sind, da sie daselbst die geringeren Tiefen bewohnen«.

Soweit die Körperreduktion. Sie wird aber bei weitem überboten durch die Abnahme des Schalenkalkes. Bei allen baltischen Mollusken sind die Schalen leichter als bei Nordseeexemplaren von gleichen Dimensionen. »Bei *Mytilus edulis* und *Tellina baltica* im östlichen Becken sind die Kalkschichten der Schale außerordentlich dünn. Dadurch werden diese Muscheln so zerbrechlich, dass man sie leicht zwischen zwei Fingern zerdrücken kann. Nach dem Tode des Weichtieres scheint die Kalkmasse der Schale sehr bald zu verschwinden, denn in den Schären des östlichen Schwedens, zwischen Schweden und Gotland und im Calmarsund fanden wir in dem thonigen Schlick des Meeresgrundes sehr viele Cuticulahäute von *Mytilus edulis* und *Tellina baltica* auf's beste erhalten. Oft waren die beiden braunen Cuticulahäute am Rückenrande in voller Schalenform noch durch das Band miteinander verbunden.«

Eine solche Auflösung nach dem Tode findet sonst bekanntlich in größeren Ozeantiefen statt, wenn unter dem stärkeren Druck die

---

*) Wenn es bei oberflächlicher Betrachtung nahe liegt, anzunehmen, dass jedes Molekül in den Geweben abgeschiedener Kohlensäure bei Seetieren aus den gelösten Kalksalzen, die nicht Karbonate sind, ein Molekül schwerlöslichen kohlensauren Kalkes skeletbildend niederschlägt, so müsste dasselbe durch die äquivalente Menge der freigewordenen Salz- oder Schwefelsäure allerdings wieder zersetzt werden. Man kann also der eigentümlichen Einwirkung des Protoplasmas, das eine Schutzhülle darstellt, auch in den so günstigen Verhältnissen des Meerwassers auf keine Weise entbehren. Nach den ausführlichen Untersuchungen von IRVINE und WOODHEAD (408) ist der Kalk im Blute als Phosphat gelöst, und wird als Karbonat niedergeschlagen, wenn Kohlensäure, durch die Lebensvorgänge erzeugt, durch mehr oder weniger inaktives, abgestorbenes Gewebe (Cuticularsubstanzen, Chitin, totes Bindegewebe bei fettiger oder käsiger Degeneration) hindurch diffundiert. Je weiter die Entfernung des Niederschlages vom aktiven Gewebe, desto mehr Karbonat, je inniger die Durchdringung beider, desto mehr Phosphat wird gebildet. Der Kalk kann, bei Vögeln z. B., mit völligem Nutzen als Sulfat aufgenommen werden. Seetiere aber bedürfen zur Abscheidung des Karbonates aus dem Sulfate noch der Anwesenheit des Calciumchlorides, Krabben sind ohne dasselbe nicht im Stande, nach der Häutung ihren Panzer wieder zu festigen.



Kohlensäure zunimmt. Hier in der Ostsee deutet sie vielmehr eine geringere Festigung des Kalkes in der Schale an. Man sieht also leicht, dass die Reduktion des Kalkes weit von derjenigen des Körperumfanges übertroffen wird.

Unter den Ostseeweichtieren muss hier noch eine kleine Doridide, *Polycera ocellata*, erwähnt werden, die in der Haut Kalkstäbchen erzeugt; so wenigstens in der Nordsee, nicht aber bei Kiel. Meyer und Möbius suchten, zur Feststellung, ob eine neue Species vorliege oder nicht vielmehr nur eine Localvarietät, nach Übergängen, und in der That fanden sie im Kleinen Belt Tiere mit Kalkstäbchen. Die nahe liegende Annahme, dass der verschiedene Salzgehalt die Ursache bilde, wird deshalb noch verworfen, weil Exemplare aus einer kleinen Bucht von Samsö, die der salzreichen Nordsee noch näher liegt als der Kleine Belt, ohne Kalkspicula waren. Die Ursache wird dann mehr in den verschiedenen Strömungen gesucht, so dass der Kalk einen Schutz gegen bewegtes Wasser abgiebt, wie in der Brandung. Mir scheint der Salzgehalt doch ins Spiel zu kommen.

Nach Bouchard-Chantereaux wird *Purpura lapillus* an der französischen Küste im Brackwasser kleiner und dünnschaliger.

Wir wollen nicht unterlassen, gleich hier noch auf eine Complication hinzuweisen, welche die Kalkablagerung wesentlich mit reguliert, die Temperatur nämlich. Wie die Pflanzen, brauchen nach Semper's Ausführungen die Tiere eine gewisse Wärmemenge, und bei einem Optimum ist das Wachstum am stärksten. Ein solches Optimum, und zwar meist, wie es scheint, ein relativ hohes, scheint auch für die Kalkablagerung zu bestehen. Doch mag dieser Punkt erst später erörtert werden. Bei den baltischen Tieren ist er wohl deshalb nicht allein maßgebend, weil *Mytilus*, als ein Kosmopolit, sich von den Temperatureinflüssen in hohem Maße emancipiert hat.

Welches sind nun die Thatsachen, die für die Schwierigkeit der Kalkablagerung im reinen Süßwasser sprechen? Muscheln, Valvaten, Paludinen, Bythinien, *Lithoglyphus*, *Neritina* u. a. haben doch Schalen, die den Seemollusken an Stärke nicht allzu sehr, wenn auch immerhin nicht unbeträchtlich, nachstehen. (Die Dicke von einem *Spondylus* oder *Conus* wird nirgends im Süßwasser erreicht.) Eine auffällige Ausnahme machen viele Unioniden Nordamerikas, in dem sie so wunderbar überwiegen. Diese aber finden ihre gute Erklärung durch Neumayr's Nachweis, dass die Unioniden zu verschiedenen Zeiten in das Süßwasser eingewandert und entsprechend umgewandelte Trigonien sind. Jene dickschaligen Formen stehen in Bezug auf Umriss, Verzierung und dergl. den marinen Trigonien noch am nächsten (356) und das hängt wiederum mit der von Kobelt betonten Thatsache zusammen, dass sich die alten tertiären Binnenconchytien von Europa nach Amerika zurückgezogen haben, daher die dortigen Unioniden in der That den alten marinen Einwanderern noch am ähnlichsten sein dürften. In den meisten Fällen aber sind diese Gehäuse an den Wirbeln wiederum angefressen, wie man

annimmt, meist von Algen*), und in unseren Teichen und Bächen so gut, als in denen der Tropen, bei *Lanistes* von Ostafrika beschreibt es STUHLMANN, bei Unioniden von der Loandaküste war es mindestens so stark, als bei unseren Meleagrinen aus kalkarmem, weichem Wasser der Urgebirge. Das weist auf eine allgemeine Kalkgier der Süßwasserorganismen hin. Dieselbe Flussperlmuschel könnte dagegen sprechen, da sie gerade im kalkarmen Wasser unter den einheimischen die stärksten Schalen erzeugt und noch Kalk zur Umkapselung von Fremdkörpern, zur Perlenbildung übrig hat. Dem gegenüber ist auf das außerordentlich langsame Wachstum dieser Bivalve hinzuweisen. Sie braucht 50 bis 60 Jahre, um auszuwachsen, auch wohl 80, während die Austern mit noch dickeren Schalen in etwa 7 Jahren marktfähig werden, und die Befischung der Seeperlengründe ebenfalls eine siebenjährige Schonzeit erheischt. Die Flussperlmuschel kann also die Kalkarmut ihrer Wohnorte nur durch lange Zeit überwinden. Unter den Cycladiden bewohnt die Species, die von dem geringen Kalkgehalt ihren Namen trägt, *Pisidium fragile*, kalkarme Gewässer Norddeutschlands.

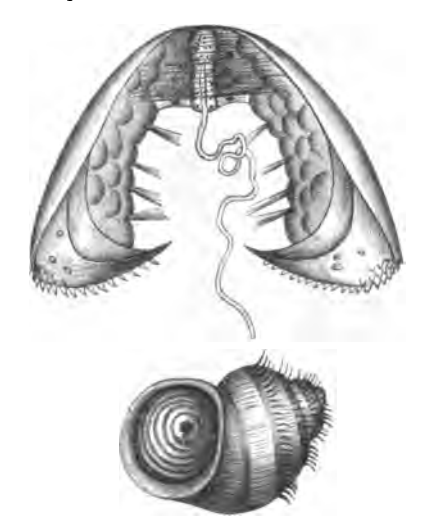


Fig. 79. Najadenembryo. (Nach FLEMMING und SCHIERHOLZ). Junge *Paludina vivipara*, welche den embryonalen Stachelbesatz lange behalten hat. (Original.)

Unsere großen Süßwassermuscheln aber, die Najaden, haben ihre Entwickelung geradezu nach der Schwierigkeit der Kalkgewinnung modificiert; der merkwürdige Parasitismus ihrer Larven dürfte ganz allein darauf zurückzuführen sein. Die Larven, die von der erwachsenen Muschel in ihrer Körpergestalt noch sehr verschieden sind, werden erst von der Mutter aus den Kiemen entleert, wenn sich Fische zeigen. Sie liegen, zu Klumpen zusammengeballt, am Boden, so dass die klebrigen Byssusfäden herausragen. Mit ihrer Hilfe haften sie an der Bauchseite der darüber streichenden Fische und naturgemäß am meisten an deren bewegten Teilen, den parigen Flossen. An ihnen befestigen sie sich mittels der scharfen zungenförmigen Hakenvorsprünge, an den freien Rändern der Embryonalschale. Encystieren sie sich an Flossenstrahlen, dann wird deren Kalkskelet geradezu deformiert (358. 139). Aber auch die Anheftung an die Kiemenblättchen etwa kann kaum als Gegenbeweis gegen Kalkaufnahme gelten,

*) Nach WIECHMANN benagen sich die Tiere von *Limnaea stagnalis* gegenseitig das Gehäuse, und zwar mit ziemlich raschem Erfolge, aber nur im ersten Frühling, selbst schon unter der Eisdecke, bei wiedererwachendem Leben.

da schon das Fischblut reicher daran sein wird, zumal in einer für die Skeletbildung günstigen Form, von der die junge Muschel, die meist nach einigen Wochen ihren Wirt wieder verlässt, profitiert. Erst nachdem die Ablagerung in das richtige Geleise gebracht und bis zu gewissem Grade gefestigt ist, vermag sie sich wohl unabhängig fortzusetzen.

Unter einem ähnlichen Gesichtspunkt lässt sich die Paludinenschale auffassen. Die Embryonalschale dieser unserer größten Kiemenschnecke ist ähnlich wie bei manchen marinen Prosobranchiern, mit mehreren Reihen von Cuticularborsten verziert, die bisweilen ziemlich lange erhalten bleiben, meist aber bald verschwinden. Gerade die Ungleichmäßigkeit dieses Schwundes dürfte beweisen, dass hier eine Bildung vorliegt, die noch ziemlich lange bestanden hat. Die Stachelkränze, die jetzt nur aus Conchyolinborsten bestehen, waren gewiss nach Analogie so vieler Seeschnecken ursprünglich kalkig; und die Neumayr'sche Mutationsreihe der fossilen Paludinen aus Slavonien beruht wohl auf der Wiedergewinnung dieser Leisten. Die Kalkstacheln sind aber im Süßwasser verloren gegangen, und zwar sie zuerst, weil sie unter allen Kalkteilen eines stacheligen Schneckenhauses, eines *Murex* etwa, die jüngsten und unbeständigsten Teile darstellen. So bildet *Paludina* sowohl nach ihrer Schale wie nach ihrem Lebendiggebären ein gutes Pendant zu den Najaden, und ein um so wertvolleres, als beide innerhalb ihrer Klasse die größten potamophilen, den übrigen um vieles überlegen, repräsentieren.

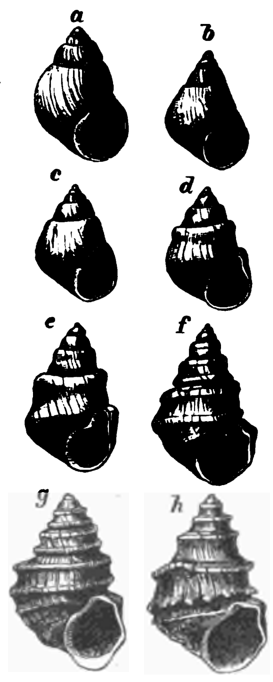


Fig. 80. *Vivipara Neumayri.* Aus den Paludinenschichten Slavoniens. (Nach Hörnes.)

Ganz derselbe Zug, der bei größerem Körpervolum besondere Hilfsmittel der Kalkgewinnung verlangt, tritt uns in den Magensteinen von *Astacus*, den sogen. Krebsaugen entgegen. Diese Körper entstehen unter der Chitinauskleidung des Magens und vergrößern sich beständig bis zum Eintritt der Häutung. Bei dieser werden sie mit der Auskleidung abgeworfen und im Inneren des Magens aufgelöst. Huxley meint (139), der Zweck der Concretionen sei unbekannt. Da sie nach Österlen selten über zwei Gran wögen, so sei kaum anzunehmen, dass sie der neuen Integumentbildung zu gute kommen, da der Krebs sich seinen Kalkbedarf mit Leichtigkeit aus anderen Quellen verschaffen könne. Nach den vorstehenden Ausführungen dürfen wir anders urteilen, und es ist sehr wohl denkbar, dass eine plötzliche Erhöhung des Kalkgehaltes im Blute, wenn auch nur um jenen mäßigen Betrag, dasselbe zu einer raschen Ablagerung veranlassen könne. Freilich kann die geringe Quantität den gesamten Bedarf nicht decken, wohl aber den Prozess in Gang bringen,

worauf er, wie bei den jungen Unioniden, von selbst sich fortsetzt. Es handelt sich bei beiden um Anstoß und Spannungsauslösung.

Die Knochenfische, welche naturgemäß das Kalkskelet am festesten und am längsten entwickelt haben, scheinen doch von jenem Einfluss des Süßwassers keineswegs frei. Freilich das innere Stammskelet wird nicht gleich angetastet, wohl aber die jüngsten, noch weniger befestigten Hautverknöcherungen; so bei den Stichlingen die Rückenstacheln, die in ihrer Zahl reduciert werden, wobei allerdings einzelne sich, zum Schutz, trotz ihrer Verkürzung verstärken; ebenso kann dem Verschwinden der hinteren Seitenplatten bei den Leiurusformen dieselbe Ursache zu Grunde liegen. Gerade so ist vielleicht das Verschwinden der Fortsätze am Kiemendeckel der Gobiusarten im Süßwasser zu verstehen, Bildungen, die als jüngst erworbene vom ganzen Skelet zu betrachten sind.

Die kleineren Tiere scheinen den Wechsel des Mediums leichter zu überstehen und der bequemeren Öconomie ihres gesamten Organismus entsprechend, auf welche Leuckart schon so lange und mit Nachdruck hingewiesen hat, auch ihr Kalkbedürfnis leichter zu befriedigen. Doch muss die Möglichkeit unserer unzulänglichen Kenntnisse offen gehalten werden.

Dagegen tritt der Einfluss des Kalkes sehr deutlich hervor bei mehreren Gruppen, die vom Süßwasser ausgeschlossen sind. So ist das beschränkte Vordringen der Calcispongien in der Ostsee, nur bis Kiel, und ihr völliges Fehlen im Süßwasser vermutlich auf diese Ursache zurückzuführen. — Unter den Echinodermen geht, wenn auch sehr vereinzelt, bloß die Klasse ins Brackwasser, welche das geringste Kalkbedürfnis hat, die Holothurien (s. o.). Die Bryozoen aber geben den allerbesten Einblick. Von den Entoprokten haben wir eine Süßwassergattung *Urnatella* in Nordamerika, die Hauptmasse der Potamophilen fällt bekanntlich den Entoprokten zu. Die echten Süßwasserbryozoen oder Phylactolaemen, deren Deckelbildung allein schon weiter nichts bedeuten dürfte als einen möglichst festen Abschluss gegen das veränderte Medium, haben niemals Kalk, der bei den marinen Gymnolaemen so häufig ist, in ihren Gehäusen abgelagert. Und unter diesen letzteren ist ebenso die einzige potamophile Gattung *Paludicella* kalkfrei oder doch kalkarm und schützt nur die Cuticularschicht der Winterknospen (s. o.) durch stärkere Einlagerung. Freilich ist auch ein flustraartiges Moostierchen ins Süßwasser eingedrungen, aber nur, wie wir sahen, in einem Tropenlande, und da wird die Kalkgewinnung durch die Wärme erleichtert.

Kalkarmut der Landtiere im Feuchten.

Wie das Süßwasser den Seetieren den Kalkerwerb erschwert, so nimmt es auch den Schalen von Landtieren ihre Festigkeit. Wir müssen künftig auf die Bedeutung des Hautskelets für das Landleben zurückkommen. Hier sollen nur ein paar Bemerkungen Platz greifen. Johnston's

Behauptung, dass die Schalen der Landschnecken leichter seien als die der im Wasser lebenden, kann nur sehr bedingte Geltung haben. Die Basommatophoren sprechen dagegen auf der einen Seite, auf dem Lande etwa die Cyclostomaarten mit ihrem oft dicken Gehäuse. Wohl aber dürfen wir auf so dünnschalige Formen hinweisen, wie sie die Succineen tragen, die am Wasser leben. Und unsere *Helices*, die zwar die Stärke ihres Hauses nach dem Kalkgehalt des Bodens einrichten, stehen anderseits ganz entschieden auch unter dem Einfluss der Feuchtigkeit. *Helix nemoralis* wird an den feuchtesten Stellen des Erzgebirges, freilich auf Urgebirgsboden, pergamentartig dünn und kalkfrei, *H. pomatia* nicht minder. Selbst in den Tropen scheint sich der Einfluss noch zu zeigen. Die Helicinen, die man von dickschaligen Neritinen ableitet, haben weit dünnere Gehäuse. Sie beschränken sich aber im wesentlichen auf die ozeanisch feuchten Küstengebiete und Inseln. Bei uns sind die dünnschaligen Vitrinen ganz ans Feuchte gebunden; die sämtlichen Landschnecken der Azoren mit ihrem Ozeanklima zeichnen sich durch dünne Gehäuse aus u. s. w. (140). Auf dem Lande herrscht also ein ganz ähnlicher Einfluss der Feuchtigkeit, die doch bloß zum Süßwasser gerechnet werden kann. Den merkwürdigen Ersatz des Kalkes auf dem feuchten Lande durch Eisenoxyd, der mit der Schwierigkeit der Kalkgewinnung zusammenhängt, müssen wir uns hier noch zu besprechen ersparen.

Einfluss der Wärme auf die Süßwasseranpassung.

Wir sind schon auf die Thatsache gestoßen, dass die Kälte die Kalkbildung beeinträchtigt, wenigstens im Süßwasser. Das gilt auf dem Lande eben so gut. Dieselben Helices, z. B. *nemoralis*, welche bei uns auf feuchtem Urgebirge verkümmern und dünne Gehäuse bekommen, sind z. B. auf dem regenreichen Granitgebiet Nordportugals ebenso groß und haben ebenso kalkige Schalen, als bei uns auf warmen Abhängen der Kalkgebirge.

Hier interessirt uns indes zunächst das Süßwasser. Da zeichnen sich denn selbst die Limnaeen, die Rabot von Nordrussland und Lappland in einer ganzen Reihe mit heimbrachte (141), nämlich *Limnaea stagnalis L.*, *L. st.* var. *livonica* Kob., *L. auricularia* Drap., *L. ovata* Drap., *L. ov.* var. *ampullacea* Rossm. aff. und var. *inflata* Kob. aff., *L. mucronata* Held aff., *L. peregra* Müll., *L. palustris* Müll., *L. pal. fusca* C. Pfeiffer, *L. truncatula* Müll., var. *microstoma* Moquin Tandon, var. *lapponica* West., durch außerordentliche Zerbrechlichkeit der Schalen aus.

Schwieriger ist der unterstützende Einfluss der Wärme in den Tropen abzuschätzen. Um bei den Weichtieren zu bleiben, hier finden wir die großen und dickschaligen Ampullarien im süßen Wasser und Neritinen mit kräftigen Stachelbildungen. Aber da ist ein Doppeltes zu bedenken. Einerseits steht den Tieren das ganze Jahr für ihr Wachstum zur Verfügung, sowie für die Anpassung, zweitens wissen wir nie,

ob wir es in den Tropen mit Formen zu thun haben, die erst dort die Einwanderung vollzogen, oder ob die Bedeutung der heißen Zone als eines Refugiums der Tierwelt des gesamten Erdballes aus der Zeit verbreiteterer tropischer Wärme in Frage kommt. Beide Faktoren gehen offenbar durcheinander und sind selbst an der Hand der Paläontologie nur schwer zu trennen, da die Identität eines Fossils mit einem lebenden bis zur Species herab doch nur selten zu erweisen ist und zudem die Lebensweise sich geändert haben kann, was zu wissen gerade hier für die Beurteilung die Hauptsache wäre.

Zweifellos ist die Zusammenschiebung vorweltlicher Faunen nach dem Gleicher zu, welche die jetzige Tierwelt der Tropen in gewissem Sinne zur großartigsten Relikten-Fauna stempelt, die Hauptursache für die Anreicherung der Süßwasserfauna nach dem Äquator, auf die wohl zuerst v. Martens den Blick gelenkt hat (142). In unseren früheren Zusammenstellungen kommt die Thatsache hinreichend zum Ausdruck, bei weitem die meisten jungen Einwanderer stellen die Tropen, deren genauere Erforschung sicherlich die Zahl der Relikte noch beträchtlich steigern wird. Hier mag nur daran erinnert werden, dass eine ganze Anzahl von Selachiern die Ströme der warmen Länder bewohnen, während von den 7 Arten, die gelegentlich in der Ostsee erbeutet werden, 3 Haien und 4 Rochen, nicht ein einziger selbst in dem salzreicheren Wasser der Westhälfte sein Standquartier aufgeschlagen hat.

Freilich bringt diese Erfahrung unsere früheren Aufstellungen möglicherweise ins Schwanken. Bei einer ganzen Anzahl von Tieren, die wir der jüngeren Süßwasserfauna zugeschrieben haben, weil sie, von der Lebensweise ihrer Verwandten abweichend, im Süßwasser der Tropen sich aufhalten, können wir nicht wissen, ob dieser Aufenthalt wirklich auf jüngerer Einwanderung beruht, oder ob sie nicht schon zur alten, früher weiter verbreiteten potamophilen Tierwelt gehören. Sie könnten sich bei der Abkühlung unter höheren Breitengraden ebensowohl aus dem Süßwasser ins Meer zurückgezogen haben, weil ihnen die Temperaturschwankungen im Süßwasser zuwider waren. Die Entscheidung dieses schwierigen Punktes soll hier nicht versucht werden. Immerhin kann man die Spärlichkeit derjenigen niederen Tiere, die Fische mit einbeschlossen, welche, z. B. in unserer Ostsee, aus dem Süßwasser in die Salzflut zurückwandern, zu Gunsten unserer früheren Ausführungen ins Feld führen.

Bewegungshindernisse.

Semper hat den Einfluss des bewegten Wassers wohl am ausführlichsten erörtert. Hier handelt es sich darum, mit R. Credner darauf hinzuweisen, dass vorwiegend gute Schwimmer und Kletterer die Strömung der Flüsse zu überwinden vermögen und so unter den neuen Eindringlingen bei weitem den Hauptanteil ausmachen, die Krebse und Fische mit ihrem kräftigen Locomotionsvermögen waren vorwiegend zur Neuan-

passung befähigt, wobei allerdings gerade die kräftigsten großen Schwimmer unter den Krustern, die Langschwänze, durch ihren Kalkreichtum gehindert werden (daher der Name *Malacostraca*!). Dass besonders gesteigerte Strömungen, wie Wehre und Wasserfälle, starke Schranken bilden, hat die moderne Fischpflege oft genug erfahren müssen.

Unreinigkeiten. Nahrung.

Es versteht sich von selbst, dass die Tiere, die, mehr oder weniger monophag, auf besondere Beutetiere adaptirt sind, vom Süßwasser ausgeschlossen werden, wenn die letzteren nicht einwandern. Sie müssten erst ihre Ernährung ändern, ein Wechsel, der ohne Not nicht leicht einzutreten scheint.

Geschöpfe, die gegen jede mechanische Verunreinigung des Wassers so äußerst empfindlich sind, wie die Korallen, werden naturgemäß vom Süßwasser zurückgehalten. Denn das Meerwasser hat die wunderbare Eigenschaft, auf die sich erst neuerdings eingehendere Aufmerksamkeit gelenkt hat, sich von allen mechanischen Beimengungen in kürzester Zeit zu klären und dieselben niederzuschlagen. Dabei scheint die Wärme wiederum mitzuwirken, so dass in den Tropen namentlich die oberen Meeresschichten außerordentlich rein sind, ein Umstand, welcher wahrscheinlich das tiefere Blau der Tropenmeere erklärt. Möglich, dass auch diese Thatsache bei der Verbreitung der Korallen mitwirkt. Auf jeden Fall ist sie geeignet, die an reinstes Wasser gewöhnten von den Flüssen zu verbannen. Bei ihnen kommt zudem der Kalk ins Spiel, und es würde sich dieses Moment in der Verbreitung der Antipatharien, Actinien und Alcyonarien aussprechen.

Was mechanische Verunreinigungen, namentlich wenn sie aus eckigen und scharf kantigen, wiewohl minimalen Gesteinsfragmenten bestehen, für die zarten Kiemen der Fische für Nachteile herbeiführen können, hat Leuckart glänzend gezeigt (143). Es ist wohl anzunehmen, dass die Kiemenblättchen von manchen Seefischen, an ein gleichmäßig reines Wasser gewöhnt, noch besonders zart sind und somit der Anpassung widerstreben.

Vom Hering weiß man, dass seine Überführung in Seewasseraquarien, die man früher für unmöglich hielt, an der Zartheit seiner Haut und der lockeren Befestigung seiner Schuppen so leicht scheitert. Ein Aufenthalt in sedimentführendem Wasser würde ihm vermutlich unmöglich sein. — Derartige Beziehungen ließen sich aber noch zahlreich auffinden.

Einseitigkeit der Entwickelungsrichtung als Hindernis gegen die Einwanderung in das Süßwasser.

Manche marinen Tiergruppen meiden das Süßwasser, ohne dass man eine der berührten Ursachen dafür verantwortlich machen könnte. So

halten sich die Octopusarten, die, außer den Otolithen, des Kalkes entbehren, am flachen Strande auf, schwimmend und kriechend und über alle Meere verbreitet, also als Gattung keineswegs stenotherm; ja noch mehr, ein *Octopus*, den man in beträchtlicher Distanz von der Küste auf das Trockene bringt, vermag den Weg zum Meere in gerader Richtung, auch über Hügel hinweg, zu finden, ist mithin nicht allzu empfindlich gegen die Berührung mit der Luft, und man kann gefangene Exemplare gelegentlich aus den Kähnen der Fischer unter geschickter Bewegung über Bord entwischen sehen. Nichts destoweniger dringt kein einziger Cephalopod in das Süßwasser ein, und schon das Vorkommen im brackischen gehört zu den größten Seltenheiten. Hier ist kein anderer Grund zu finden, als eine einseitige biologische Richtung der ganzen Klasse von Anfang an, die es ihren Mitgliedern weder erlaubt, auf das Land, noch in das Süße zu gehen, noch, fügen wir hinzu, eine schmarotzende Lebensweise anzunehmen. Es ist sicher, wenn überhaupt ein Schluss Geltung haben kann, dass die Entstehung im Meere statthatte und das Leben der Klasse sich zu allen Zeiten darauf beschränkte.

Genau derselbe Schluss gilt für die Brachiopoden, Echinodermen und Gephyreen, wenn auch ihr häufiger Kalkgehalt noch eine besondere Schwierigkeit hinzufügen mag. Auch ihre biologische Amplitude beschränkt sich einzig und allein auf das freie Leben im Meere.

Die Chätognathen sind reine Schwimmer, würden also für das Land nicht in Frage kommen; auch sind ihnen ebenso potamophile und parasitische Lebensweise fremd. Wer kühnen Schluss nicht scheut, könnte Merkmale alten Landlebens finden wollen (s. o. S. 65. Anm.).

Die Tunicaten verschärfen die Beschränkung dadurch, dass sie vielfach Colonien bilden, welche für den Parasitismus an und für sich ungünstig beanlagt sind.

Das Gleiche darf man von den Cölenteraten constatieren, wenn auch immerhin einige Klassen potamophile Vertreter stellen. Ihnen stehen wenige Schmarotzer gegenüber, *Polypodium* bei den Störeiern, die Campanularide *Lafoea parasitica* bei einer *Aglaophenia* etc.

Dieselbe Coloniebildung wie bei vielen Tunicaten, zusammen mit der gleichen Sesshaftigkeit, hält auch die Bryozoen vom Parasitismus zurück.

Schärfer tritt das Gesetz dagegen bei den Polychäten hervor, welche bei vorwiegender mariner Lebensweise gleich spärliche Vertreter ins Süßwasser entsenden und zu Parasiten umbilden. Die Süßwasserformen haben wir besprochen, Schmarotzer sind neben wenigen anderen *Acholoe astericola* und *Ophiodromus flexuosus* in den Ambulacralrinnen der Seesterne und *Oligognathus bonelliae* in der Leibeshöhle des Echiuriden, dessen Namen sie trägt. Man könnte sehr wohl jene Ectoparasiten den Brackwasserformen an die Seite stellen und den Binnenschmarotzer den potamophilen.

Ganz ähnlich ist es bei den Nemertinen, die nur einen Schritt weitergehen, indem sie die früher genannten Arten ins Süßwasser

entsenden, einige, *Nemertes*, *Carinella* und *Malacobdella* zu Schmarotzern umbilden und entsprechend einige dem Landleben anpassen.

Unter den Weichtieren sind noch mehrere Gruppen gerade so exclusiv und einseitig wie die Cephalopoden, das sind die rein marinen Scaphopoden oder Dentalien, die Süßwasserpulmonaten und die marinen Opisthobranchier; letztere, welche die Pteropoden auf das hohe Meer entsandt haben, scheinen auch in der *Entoconcha* einen Schmarotzer erzeugt zu haben.

Die Muscheln verdienen stets eine besondere Beurteilung, wegen ihrer Ernährungsweise. Daher wir uns nicht wundern, wenn sie See- und Süßwasser bewohnen, ohne ihre biologische Amplitude weiter auszudehnen.

Die Prosobranchier aber, so schwerfällig sie sind, haben mit der Auswanderung in die Flüsse und auf das Land zugleich die Heteropoden dem hohen Meere angepasst, und die größere Vielseitigkeit äußert sich in der Produktion einer ganzen Reihe von Schmarotzern, auffälligerweise aber nur bei Echinodermen, schon von der ältesten Zeit an, *Platyceras* bei Palaeocriniden, jetzt die *Eulima*- und *Stylifer*-Arten bei Echiniden, Asteriden und Holothurien, und bei letzteren der erst kürzlich gefundene *Entocolax*, jedenfalls eine uralte Beziehung, die auf ursprüngliches Zusammenleben, vermutlich in der Strandzone des Meeres, hinweist.

Den Nematoden werden wir in ihren kleinen Formen wiederholt unter verschiedenen biologischen Bedingungen wieder begegnen, sie sind von Anfang an sehr vielseitig. Damit steht im Einklange, dass ihre Entwickelung durch Schmarotzertum einen besonderen Aufschwung genommen hat.

Ganz ähnlich die Trematoden und Cestoden. Sehr bezeichnend aber ist die hohe Amplitude ihrer freilebenden Vorfahren, der Turbellarien, und zwar am stärksten bei den einfacheren Rhabdocölen. Die Dendrocölen sind schon einseitiger, wiewohl die Tricladen sowohl See-, als Land-, als Süßwasserformen umfassen; die Polycladen, die im Meere bleiben, entwickeln doch einige pelagische Formen; die Rhabdocölen aber sind teils marin, teils potamophil, teils terrestrisch und teils endlich parasitisch. Und zwar befinden sich die letzteren noch in allen Stadien des Schmarotzertums. »In die Reihe der Commensalen oder Mutualisten im Sinne P. J. van Beneden's sind zu stellen die zwischen den Kiemenblättern von Muscheln und nur dort lebenden Arten: *Acmostoma Cyprinae*, *Enterostoma Mytili*, *Provortex Tellinae*, *Anoplodium Mytili* und wahrscheinlich auch *Graffilla tethydicola*, da dieselbe nach des Entdeckers Lenz Angabe den Fuß der *Tethys* nach einigem Aufenthalt in einem Gefäß mit Seewasser allmählich freiwillig verlässt. Dagegen sind wohl als echte Schmarotzer anzusehen die den Darmkanal ihrer Wirte bewohnenden *Anoplodium Schneideri* (in *Stychopus variegatus* und *Mülleria lecanora*), *Anopl.* (?) *Myriotrochi* (in *Myr. Rinkii*) und *Macrostoma Scrobiculariae* (in *Scrobic. tenuis*), der Nierenschmarotzer *Graffilla muricicola* (aus *Murex brandaris* und *trunculus*), sowie die in der Leibeshöhle wohnenden:

Nemertoscolex parasiticus (in *Echiurus Pallasii*) und *Anopl. parasita* (in *Holothuria tubulosa*). Die letztgenannte Species ist die einzige, von der wir wissen, dass auch die Eier innerhalb des Wirtes abgelegt werden und ihre Entwickelung beginnen . . . Bemerkenswert ist, dass die beiden durchwegs parasitischen Genera *Anoplodium* und *Graffilla* sich auf eine bestimmte Gruppe von Wirten, ersteres auf Echinodermen, letzteres auf Mollusken beschränken.« (v. Graff. Rhabdocöliden. S. 181). Die letztgenannte Thatsache, die übrigens vielen Gattungen von Parasiten gemein ist, klingt an die Eigenheit der Prosobranchier, die vorhin besprochen wurde, an und deutet, wenn auch weniger exclusiv, doch wohl auf ähnliche alte Lebensgemeinschaften.

Den Strudelwürmern ähnlich verhalten sich in Bezug auf Vielseitigkeit die Rädertiere und Kruster, wie hier nur erwähnt sein mag.

Der Schluss, den alle diese Thatsachen uns aufdrängen, läuft darauf hinaus, dass wir für die Erklärung, warum eine Tiergruppe leichter vom Meere aufs Land oder ins Süßwasser eindringt, nicht nur die chemischen und physikalischen Hindernisse zu berücksichtigen haben. Vielmehr zeigen die verschiedenen Gruppen eine in ihrer Constitution, wie wir zu sagen pflegen, begründete, sehr verschiedene biologische Amplitude. Die Richtung ist entweder eine durchaus einseitige, oder sie verzweigt sich in mehrere Bahnen, die aber aus den im Eingange dieses Capitels angeordneten Wegen nicht heraustreten. Wahrscheinlich wird man diese Beziehungen noch viel mehr, als bisher geschehen ist, benutzen dürfen zu Schlüssen über die ursprünglich ein- oder vielseitigen Bedingungen, unten denen die Ahnen der Gruppen zunächst entstanden oder unter die sie doch sehr bald versetzt wurden.

Neuntes Capitel.

Beziehungen zwischen Süſswasser und Land.

Der vorbereitende Einfluss der potamophilen Lebensweise für die terrestre äußert sich in mehreren Richtungen besonders hervortretend. Die Kleinheit der süßen Gewässer gegenüber dem Meere macht sie den Temperaturschwankungen der Luft viel zugänglicher, und ihr häufiges An- und Abschwellen bis zum Eintrocknen setzt ihre Bewohner viel öfter der Berührung mit der Luft aus, sowie der außerordentliche Wechsel ihrer Mischung namentlich in Bezug auf die gelösten Gase, den letzteren Umstand verstärkt, indem sie die Tiere drängt, ihren Sauerstoffbedarf aus der elastisch-flüssigen Atmosphäre, wenigstens zum Teil, zu decken.

Es versteht sich von selbst, dass die Beziehungen in Wirklichkeit viel reicher sind, die Übereinstimmung des Mediums mit dem Trinkwasser der Landtiere, die reiche vom Lande zurückgewanderte Welt der höheren Pflanzen u. dergl., aber jene beiden scheinen doch von allgemeinstem Einflusse zu sein.

A. Der Einfluss der Temperatur auf die potamophile Fauna.

Die Wärme regelt die Verbreitung der ozeanischen Tierwelt in höchster Instanz, am allgemeinsten in der vertikalen Richtung, ein Faktor, der sich gerade da am bemerklichsten macht, wo auf der Oberfläche die Temperaturschwankungen den geringsten Betrag aufweisen, in der Tropenzone. Diese Beziehung soll hier nicht erörtert werden. Vielmehr handelt es sich hier lediglich um den unmittelbaren Einfluss der Sonnenstrahlen und der Atmosphäre, der mit der Entfernung vom Gleicher zunimmt. Vom Mittelmeer kennen wir durch die rationellen Beobachtungsmethoden der Neapeler Station eine große Menge von periodisch auftretenden pelagischen Geschöpfen, welche sich von den Unterschieden warmer und kalter Strömungen oder den Temperaturen der Oberfläche und des tieferen Wassers je nach den Jahreszeiten abhängig machen. Um nur ein recht klares Beispiel zu nennen, welches den Unterschied der Breiten und Tiere verdeutlicht, so sei an die im Mittelmeere während der heißen Monate in die kühleren Tiefen hinabtauchenden Ctenophoren und Medusen erinnert, während die in Quallen der nordischen Meere, besonders *Aurelia aurita* und *Cyanaea* den Sommer über hausende *Hyperia medusarum* den Winter frei am Grunde zubringt.

Dieser Einfluss, den pelagische Tiere durch Wanderungen wett machen können, steigert sich natürlich in der Küstenzone, und wird am höchsten im Süßwasser, auch hier nach dessen Umfang und Tiefe sich abstufend. Er ist wohl am stärksten in der gemäßigten Zone, deshalb weil in den arktischen Regionen nur Tiere mit weitgehender Kälteanpassung zu hausen vermögen und die gute Jahreszeit zu kurz ist, um der Organisation, wenn sie von der Winterkälte wesentlich verändert wäre, einen so gewaltigen Anstoß zu geben, dass sie in aller Eile große Umwandlungen, die meist auf das Geschlechtsleben Bezug haben und die Erhaltung der Art gewährleisten, durchmachen könnten.

Es sei in dieser Hinsicht nur auf die kleineren Limnaeen aufmerksam gemacht. Während sie in unseren Breiten eine einjährige Lebensdauer zu erreichen scheinen, so dass sie als Junge überwintern und dann zur Fortpflanzung schreiten, um bald abzusterben, scheint im nördlichsten Europa der Cyklus zum mindesten zweijährig zu sein, da ein Sommer nicht genügt, um sie reifen zu lassen.*) Freilich wissen wir nicht, ob

*) Semper's interessante Versuche, wonach die Temperaturerniedrigung zwar die Assimilation und das Wachstum aufhebt, nicht aber die Reifung der Zeugungsstoffe, gehören nur bedingt hierher.

nicht die Fortpflanzung der halbwüchsigen dort schon die Regel geworden ist. Eine Abstufung dazu zeigen einheimische Succineen, welche zwei Jahre brauchen, um ihre volle Größe zu erreichen. Bei ihnen aber wird die frühe Fortpflanzung so weit zur Regel, dass man nur selten wohlausgebildete Gehäuse antrifft.

Eine ähnliche Anpassung an die Jahreszeiten haben die meist kleinen Opisthobranchien der Ostsee durchgemacht, die ebenfalls nur einjährige Lebensdauer erreichen.

Hier überstehen die Jungen den Winter. Ähnlich, aber doch stärker abweichend, wirkt die kalte Jahreszeit auf manche Botrylliden, die nach Giard eine sehr eigentümliche Wandlung erleiden. »Bei dem schön wachsgelben Didemnum cereum, das zu den mit zierlichen mikroskopischen Kalkkörperchen ausgestatteten gehört, sah er nach den ersten kalten Herbsttagen eine Verfärbung der Weichteile ins Dunkle eintreten, verbunden mit einer außerordentlichen Vermehrung der Kalkkörper. Bei *Amaroecium densum* erfolgte vom Rande der Colonie aus ein Schwund der Individuen. Unsere Abbildung giebt in *a* die noch vollständigen, um eine Auswurfsöffnung stehenden Tiere, *b* ist die zur Überwinterung fertige Masse, aus welcher im Frühjahre die schon jetzt als Knospen vorhandenen neuen Individuen sich erheben werden«. (52. X. S. 415. untere Figur.)

Verwandter Thatsachen giebt es jedenfalls sehr viele. Die vorstehenden wurden nur angeführt als Beispiele der Analogie mit dem Süßwasser.

In diesem häufen sich die Temperatureinflüsse um so mehr, je kleiner sein Umfang. In den Tropen wird es sich vorwiegend um die Austrocknung kleinerer Tümpel handeln, oder um gar zu hohe Erwärmung derselben mit Fäulnisbegünstigung und dergl.

Was das Süßwasser unter Umständen für Anforderungen an die Anpassung stellt, davon können zwei Beispiele aus unseren Alpen und ihren Vorbergen einen guten Begriff geben. In den Euganeen lebt *Hydrobia aponensis* in den Thermen von Abano in einer Wärme bis 50° C; der höchstgelegene Alpensee, den Imhof ausfischte, trägt gewöhnlich 8—9 Monate eine Eisdecke, doch kommt es auch zuweilen vor, dass die Eiskruste die Sommermonate überdauert und in solchem Falle beinahe zwei Jahre lang fortbesteht, und doch fand Imhof in diesem 2640 m über dem Meere gelegenen Lej Sgrischus von Rhizopoden eine *Difflugia*, ein Rädertier (*Monocera*), ein Anguillulide, eine Cladocere (*Alona quadrangularis*), eine Cypride, einen *Cyclops*, eine Hydrachnide, ein Bärtierchen, zahlreiche Dipterenlarven und ein *Pisidium* (*P. Foreli*).

Die Anpassung der letzteren Tiere wird sich in sehr verschiedener Weise vollziehen, vermutlich aber so, dass einige, wie das *Pisidium*, auch unter der Eisdecke ihre Lebhaftigkeit, wenn auch herabgedrückt bewahren.

Viele unserer alten echten Süßwassertiere verhalten sich so, dass sie zwar ihre Lebensthätigkeit einfach herabsetzen, aber beweglich bleiben, ohne irgendwelche weitere Schutzvorkehrungen. Verhältnis-

mäßig wenige fallen in eigentliche Lethargie, einem Winterschlafe vergleichbar.

Unter den Fischen scheint bei manchen Salmoniden die Lebhaftigkeit eher erhöht, daher sie, vermutlich Nordfische, in der kalten Jahreszeit laichen, wie *Coregonus Wartmanni*, der Felchen, *C. Maraena* und *albula*, die große und kleine Maraene, *Trutta* und *Fario lacustris*, die gemeine und Seeforelle, ihr Fortpflanzungsgeschäft bis in den Dezember hinein fortsetzen. Die Lachseier entwickeln sich bekanntlich nur bei herabgedrückter Temperatur, wenn auch langsam. Winterschläfer sind besonders unter den Cypriniden zu finden, aber in verschiedener Abstufung. Von der Karausche heißt es, dass sie am Boden erstarrt. Die Barben trifft man während des Winters zusammengehäuft in Schlupfwinkeln an, die Schleien, im Schlamme, sind zwar nicht erstarrt, sondern wie träumerisch. Auch der Brachsen verschläft wahrscheinlich einen Teil des Winters im Schlamme, so gut wie die im Süßwasser zurückbleibenden Aalweibchen. Die Störe suchen die tieferen Stellen der Flüsse auf und bohren die Köpfe in den Schlamm, in Menge nebeneinander, so dass die Schwänze wie ein dichter Wald von Palissaden in die Höhe gerichtet sind. Dieses Verhalten giebt zu besonderer Winterfischerei Veranlassung. Jeder Fischer, dem eine bestimmte Stelle zufällt, haut ein Loch in das Eis. Die dadurch aufgestörten Tiere beginnen etwas abwärts zu ziehen und werden an Haken, die an langen Stangen befestigt sind, gefangen. Die Methode beweist auch hier, dass der Winterschlaf nur ein lockerer ist, und durch jedes stärkere Geräusch zu vollem Erwachen gestört werden kann.

Der Eigentümlichkeit mancher Weichtiere, die Kälteperiode nur im Jugendzustande zu überstehen, wurde schon gedacht. Unter unseren Muscheln ist die kleine *Calyculina lacustris* nur einjährig. Sie stößt im Herbst die Jungen aus den Brutbehältern und stirbt dann ab.

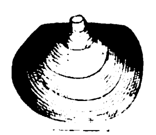
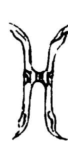



Fig. 81. *Calyculina lacustris.* Rechts das Schloss. (Nach Clessin.)

Das erinnert an viele Insekten; unter den potamophilen, deren Imagines nicht wieder ins Wasser zurückkehren (Perliden, Ephemeren, Libellen), überwintern durchweg nur die Larven, während die Wasserkäfer und Wanzen auch im Wasser zu erbeuten sind, wenigstens wohl die meisten, z. T. im Schlamme erstarrt, wie *Notonecta glauca*.

Stärker sind diese Beziehungen ausgeprägt bei den Tieren, welche für die ungünstige Jahreszeit geschützte Brutknospen erzeugen, selbst aber zu Grunde gehen. So scheint von unseren Bryozoen nie ein Individuum zu überwintern, wohl aber ihre Statoblasten. Besonders interessant ist in dieser Hinsicht der schroffe Unterschied zwischen den Phylactolaemen und *Paludicella* (s. o.), welche, von jenen abweichend eingewandert, keine Statoblasten erzeugt, sondern Hibernacula oder Winterknospen, spindelförmig geschlossene, am Boden befestigte Körper, die einen Embryo enthalten (Fig. 82). Die Frage, ob die Winterkälte oder der Schutz

gegen das Austrocknen das primum agens für die Erzeugung der Statoblasten gewesen sei, wird wahrscheinlich zu Gunsten der zweiten Modalität beantwortet durch die Thatsache, dass auch in den Tropen (wenigstens in Rio grande do Sul, Blumenau) ein periodisches An- und Abschwellen der Bryozoenhäufigkeit zu beobachten ist und auch dort Statoblasten gebildet werden.



Fig. 82. Winterknospen, Hibernacula von *Paludicella*, etwas vergr. (Nach KRÄPELIN.)

Unter den Krebsen zeigen die Ostracoden die Anpassungen in verschiedener Abstufung. Die am Boden kriechenden *Candona*-Arten sind das ganze Jahr hindurch zu finden, dabei kommt parthenogenetische Entwickelung vor. *Notodromas monachus*, der im Hochsommer und Herbst auftritt, die übrige Zeit als Ei verbringt, scheint gar keine Parthenogenese zu haben; unter den Cyprisarten pflanzen sich manche parthenogenetisch fort im Hochsommer und Herbst, die Männchen treten besonders im Frühling auf, z. B. *fusca* und *pubera*, die letztere überwintert als Ei, während *C. ovum* sich das ganze Jahr hindurch findet.

Bei keiner Crustaceengruppe sind aber diese Verhältnisse in ihrer verschiedenen Bedeutung so klar gelegt als bei den Cladoceren durch WEISMANN's berühmte Arbeiten, daher wir ihm betreffs der Parthenogenese und Überwinterung zu folgen haben.

Über die Bildung und Bedeutung der Dauereier, gewöhnlich Wintereier genannt, von WEISMANN als Latenzeier bezeichnet, weil sie eine Periode des Ruhezustandes durchmachen müssen, ist früher bereits gesprochen; man könnte auch behaupten, dass sie nicht eigentlich als Eier, wenigstens als ursprüngliche Eizellen, ungünstige Verhältnisse überdauern, da sie im Blastulastadium abgelegt werden, oder im Ephippium ruhen. Ihnen stehen die Sommer-, oder nach WEISMANN's Ausdruck Subitaneier gegenüber, die sich sogleich, nachdem sie in den Brutraum gelangt sind, parthenogenetisch entwickeln. Je häufigere Vernichtungsperioden den Bestand der Art nach ihren Lebensverhältnissen bedrohen, um so häufiger treten Geschlechtstiere auf und erzeugen Dauereier. Diese schädlichen Perioden sind zunächst Frost und Trocknis; es können aber auch zu hohe Sommerwärme und zu dichter Pflanzenwuchs, der das Schwimmen behindert, normaliter hinzukommen, selbstverständlich außer allerlei unregelmäßig eintretenden Katastrophen, die auf diese Verhältnisse keinen Einfluss erlangt haben. Je seltener solche Perioden den normalen Lebenslauf der Art nach ihrem Aufenthalt bedrohen, um so mehr Generationen von Jungfernweibchen folgen einander, je häufiger, desto öfters treten Geschlechtstiere auf. Wiederholt sich die Folge von Subitan- und Latenzweibchen mehrere Male in einem Jahre, dann haben wir WEISMANN's polycyklische Arten; diesen Species stehen die mono- und acyklischen gegenüber.

Polycyklisch sind nun vor allem die Bewohner kleinster Gewässer, leicht austrocknender Pfützen und dergl. Und zwar ist der Cyklus in

einem Sommer um so vielgliedriger, je kleiner die Pfütze und je größer die Wahrscheinlichkeit, dass sie zum öfteren austrocknet und bei Regen sich neu füllt. Hier kommt vor allem *Moina* in Betracht, weil sich die Gattung den kleinsten Wasseransammlungen angepasst hat. Bei ihr ist nur die erste, aus Dauereiern hervorgehende Generation rein eingeschlechtlich, schon die folgende enthält zahlreiche Geschlechtstiere, neben welchen aber auch noch Jungfernweibchen vorkommen. Von letzteren geht dann die Bildung einer dritten Generation aus, die ebenfalls wieder zum größeren Teil aus Geschlechtstieren, zum weit kleineren aus parthenogenesierenden Weibchen besteht und so fort. Dieser Generationscyklus kann also schon mit zwei Generationen beendet sein. Die Entwickelung geht aber so rasch vor sich, dass schon drei Wochen nach dem ersten Regen, der die Pfütze füllt, die Bildung neuer Dauereier gewährleistet sein kann.

An diesen einfachsten Fall von Polycyklie schließen sich solche an, bei denen mehrere ungeschlechtliche Generationen sich zwischen die geschlechtlichen einschieben, wie bei *Daphnia pulex*, *Daphnella* und *Polyphemus*. Diese Formen bewohnen nicht ausschließlich die kleinsten Wasseransammlungen, sondern vorwiegend größere, also weniger Pfützen und Regenlachen, als tiefere Wasserlöcher, Gräben und Sümpfe. Wie genau sich hier die Entwickelung den Umständen anpasst, zeigt *Daphnella brachyura*, die im Bodensee stets nur monocyklisch, in den benachbarten Sümpfen aber oft polycyklisch auftritt. Da die Dauereier auch im Wasser eine Latenzperiode verlangen, andererseits aber ihre Entwickelung von einem Temperaturminimum abhängt, so ist es sehr wahrscheinlich, dass in Süddeutschland Arten leben, die in einem Sommer noch Zeit zur Bildung zweier Cyklen finden, während sie im Norden monocyklisch sind. Ja sogar in einem und demselben Sumpfe kann das gleiche eintreten, wenn zum Beispiel ein Teil der Ephippien der ersten Generation untersinkt zu baldiger neuer Entwickelung, während ein anderer schwimmend ans Ufer getrieben wird und bei weichendem Wasserstande einer längeren Trockenperiode unterliegt. In solchem Falle greifen die Cyklen wechselnd über einander.

Die streng monocyklischen Arten, wie *Sida*, *Daphnella hyalina*, *Bythotrephes*, *Leptodora*, sind Seebewohner oder leben doch wenigstens in größeren Weihern. Im allgemeinen tritt die Geschlechtsperiode vor dem Beginn des Winters ein. Es giebt aber auch Arten, die bereits Monate vorher Geschlechtsindividuen erzeugen und dann noch eine Reihe von Jungfernweibchen folgen lassen, wie *Daphnia hyalina*, die im August den Höhepunkt der geschlechtlichen Entwickelung erreicht, während ungeschlechtliche Formen bis in den November zu finden sind. Weismann vermutet, dass der Grund in der Vorgeschichte der Art liegt, und dass wir in solchem Verhalten von Seebewohnern ein Erbstück früheren Aufenthaltes im Sumpf vor uns haben, in dem sich die Temperaturabnahme energisch bemerklich macht.

Acyklisch können endlich Cladoceren an solchen Orten werden, wo die Vernichtungsperioden wegfallen, d. h. bei uns in Seen unter der

Voraussetzung, dass sie niedrige Temperaturen bis zu 5° C. zu ertragen gelernt haben; so die *Bosmina-* und *Chydorus*-Arten. Bei *Chydorus sphaericus* haben sich die Sexualperioden indes sicherlich an vielen Wohnstätten erhalten, und es ist aus der allgemeinen Bedeutung der geschlechtlichen Fortpflanzung für die Auffrischung des Blutes und die Verjüngung der Art wohl zu vermuten, dass keine Art einer völligen Acyklie mit allein parthenogenetischer Fortpflanzung unter allen Umständen anheimgefallen ist.

Die Entstehung aller dieser Anpassungen ist nach Weismann, der Descendenz der Cladoceren von den Estheriden entsprechend, bei den Branchiopoden zu suchen. Bei diesen haben *Apus* und *Limnadia* nur Latenzeier, die sich sowohl parthenogenetisch als befruchtet entwickeln können, bei *Apus* sogar bei derselben Art. Dasselbe gilt aber auch von den zweierlei Eiern, Subitan- und Latenzeiern der *Artemia fertilis* und *salina*. Die Dauereier von *Limnadia Hermani* scheinen sich der Befruchtung ganz entwöhnt zu haben, während die von *Limnadia Stanleyana* Claus und von *L. africana* Brauer sowie die von *Branchipus*-arten durchweg befruchtungsbedürftig sind.

Danach kommt auf die Befruchtung wenig an, der Generationswechsel hat nicht entfernt die Bedeutung wie bei Cölenteraten etwa; vielmehr folgert Weismann aus diesen Befunden, dass die Urdaphnoiden von den Estheriden Dauereier überkommen hatten.

Nehmen wir hinzu, dass die tropischen Limnadien sich lediglich durch befruchtungsbedürftige Dauereier fortpflanzen, also stets Männchen haben, dann erhalten wir weiter in alle diese höchst interessanten Anpassungen an die Süßwasserschwankungen den neuen Einblick, wie ich glaube, dass nicht die Temperaturunterschiede die ursprüngliche Ursache waren, dass sie nicht Anpassungen an die Winterkälte sind, sondern lediglich an das Austrocknen, an das Landleben, ein Satz, der die im 3. Capitel gegebenen Ausführungen stützt.

Einen Blick müssen wir im Anschluss an die Phyllopoden wenigstens auf die Rotatorien werfen, sie, die mit ihren Sommer- und Wintereiern, wie man sie nannte, so viele ökologische Verwandtschaft zu jenen haben. Die früheren Ideen, dass sie selbst langes Austrocknen oder Austrocknen überhaupt ertragen, hat man zum Teil modificiert. Zacharias fand in einer Vertiefung eines Granitblockes, die durch jeden Regen zu einer Pfütze wurde, die ebenso oft wieder austrocknete, dass alle die reichlichen Einwohner regelmäßig zu Grunde gingen und sich nur durch ihre Eier erhielten. Plate hat diese Verhältnisse genauer discutiert. Nach ihm ist die durchschnittliche Lebensdauer der weiblichen Tiere 14 Tage (nach Beobachtungen an *Hydatina senta*), sie sterben ab, wenn der Keimstock sich erschöpft hat. Die Männchen, die außer bei *Seison* stark retrometamorphosiert sind, ohne Mundöffnung und Räderorgane und mit einem zu einem soliden Strange verkümmerten Darm, treten nicht bloß im Frühjahr und Herbst auf, sondern ebenso im Sommer, sobald die Individuenzahl der Art eine große geworden ist.

Die Begattung erfolgt aber in der Weise, dass die Leibeswand des Weibchens an beliebiger Stelle durchbohrt wird, gelegentlich von mehreren Männchen nach einander. Die Spermatozoen geraten in die Leibeshöhle und büßen nach einiger Zeit ihre Beweglichkeit ein. Somit scheinen sie von aller Berührung mit dem Ei ausgeschlossen, eine Befruchtung also niemals zu erfolgen, außer bei dem marinen Schmarotzer *Seison* nach Claus. Dieser Punkt ist aber bedeutungsvoll. Die Eibildung ist bei diesen Tieren nach demselben Beobachter auf drei verschiedene Weisen gegliedert, resp. auf drei verschiedene Tiere verteilt. Zunächst sind die Subitaneier, die oft im Muttertier ausgebildet werden, von den Latenzeiern zu trennen, die ersteren aber verteilen sich wieder nach dem Geschlecht auf verschiedene Tiere, so dass ein Weibchen zeitlebens nur Männchen erzeugt, ein anderes nur Weibchen. Die erstere Sorte ist die seltenste. Eine dritte, äußerlich nicht verschiedene Form produciert nur dickschalige Latenzeier. Für gewöhnlich entwickeln sich diese, mögen sie zu einer Jahreszeit abgelegt sein, zu welcher sie wollen, erst im nächsten Frühjahr; so krochen die von *Notommata Werneckii*, das in Vaucheriengallen lebt, im Frühling abgelegten Wintereier erst im nächsten Jahre aus, nach Balbiani's Beobachtung, und Plate konnte ein Gleiches für *Lacinularia socialis* bestätigen. Bei Hydatinen fand er dagegen, dass nach 18 bis 21 Tagen in der feuchten Kammer junge Weibchen auskrochen. Mag nun die Befruchtung ursprünglich die Regel gewesen sein, mag auch die Dauereibildung jetzt meist von der Jahreszeit abhängen und das Dauerei ein Winterei sein, die verschiedenen Thatsachen zeigen, dass weder die Dauereierzeugung mit der Befruchtung etwas zu thun hat, noch auch der Eintritt der Winterkälte notwendige Bedingung für ihre Entwickelung ist. Da aber die Rotatorien über alle Erdteile gleichmäßig ausgestreut sind und überall in vielen Arten die vergänglichsten Pfützen bewohnen, da sie nach der Umbildung ihrer Männchen und ihrer isolierten systematischen Stellung nach Tessin's entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen zwischen Anneliden und Krebsen (?) (144) zweifellos sehr alte Formen sind, und da endlich die allgemeine tropische Wärme der Scheidung der Jahreszeiten durch den Frost vorherging, so kommen wir zu demselben Schluss, wie bei den Cladoceren, dass die Dauereibildung ursprünglich eine Anpassung ist an die kleinen Gewässer und die drohende Vernichtung durch Austrocknung.

Wir wollen wenigstens kurz andeuten, dass für die Ichthydien oder Gastrotricha vermutlich dieselbe Beziehung gilt, und so wirkt bei allen diesen Formen die Wärme primär durch die Beförderung der Verdunstung, secundär erst kommt die Anpassung an die Jahreszeiten, die bei anderen, wie Fischen und Weichtieren, im Vordergrund stand.

B. Einfluss des Süfswassers auf die Atemorgane.

Die wechselnde Zusammensetzung des Süßwassers nach Ausdehnung, Gasgehalt, Fäulnisstoffen und dergl. hat viele Bewohner gezwungen,

außer den in ihrer anatomischen Constitution begründeten, der Klasse zukommenden Atemwerkzeugen noch andere Hilfsmittel zur Vergrößerung der respirierenden Fläche zu erwerben, Hilfsmittel, die zum guten Teile auf die Ausnutzung nicht des gelösten, sondern des elastisch-flüssigen Sauerstoffs hinauslaufen und damit die Anpassung an die Atmosphäre, d. h. mittelbar an das Land, anbahnen.

Solchen Tieren, die schon durch Lungen atmen, muss die Auswanderung selbstverständlich, soweit sie die Atmung betrifft, am leichtesten fallen. In der That hat man schon *Limnaea auricularis* auf feuchtem Moose in feuchtem Terrarium erhalten können. Bei ihr bietet aber der geringe Schutz gegen das Austrocknen, der in der weiten, den Körper relativ wenig bedeckenden Schale gegeben ist, ein bedenkliches Hindernis. Und die Natur erlaubt nur den kleinsten und engmündigsten Limnaeen, *L. truncatula* besonders, an den Grabenrändern heraus und am Grase in die Höhe zu steigen, ein Fall, der gelegentlich der Infektion der Schafe mit *Distomum hepaticum* längere Zeit vielfach discutiert wurde.

Maßgebend für die mögliche Weite der Anpassung der respirierenden Fläche an das verschiedene Medium, sei es flüssig, oder elastisch, bleibt immer die *Limnaea abyssicola* der Alpenseen, welche Wasser in die Lungenhöhle nimmt. Maßgebend bleiben dieselben Limnaeen, die in relativ flachem Wasser nie an die Oberfläche steigen, aber die dauernd geschlossene Lungenhöhle mit Luft gefüllt behalten und die gesamte Respiration durch die Haut vollziehen.

Andererseits vermag ebenso gut der Darm Atemfunktionen zu übernehmen, wie wir ja bei vielen Würmern, welche der Kiemen entbehren, die Atmung mittels des durch das Verdauungsrohr getriebenen Wasserstromes vollführen sehen. Die Kiemen der Fische sind ja ebenso weiter nichts als Annexa des Darmes.

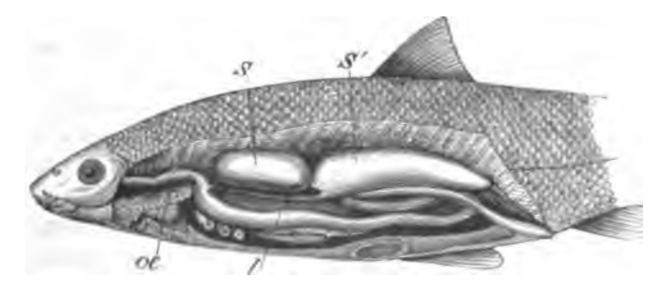


Fig. 83. Längsschnitt durch einen Weißfisch. *SS'* Schwimmblase, *l* deren Luftgang, *oe* Ösophagus.

Bei den Fischen ist es höchst bemerkenswert, dass die typischen potamophilen Physostomen und Ganoiden den Schwimmblasengang, der zum Schlunde führt, behalten. Offenbar dient die Schwimmblase mit zur Respiration, nicht bloß als hydrostatischer Apparat. Semper und Heincke weisen auf Jobert's Versuche hin, wonach bei *Erythrinus* z. B.

Unterbindung des Luftganges der Schwimmblase den Erstickungstod herbeiführt. Die Schmerlen benutzen bekanntlich den Darm selbst zur Aufnahme gasförmigen Sauerstoffs. Sie schlucken Luft an der Oberfläche ein und treiben sie durch den Darm. Der große Schlammpeitzker namentlich, *Cobitis fossilis*, vermag deshalb in sehr sauerstoffarmem Wasser auszudauern. Im Winter sowohl wühlt er sich in den Schlamm, wie im Sommer, wenn die kleinen Gewässer, die ihm zum Aufenthalt dienen, austrocknen. An feuchtem Ort kann er ein bis zwei Tage ohne Wasser aushalten, wie man ihn, einfach in Moos verpackt, versendet. Bemerkenswert ist, dass bei *Cobitis* und manchen Siluriden die Schwimmblase in knöcherner Kapsel steckt, die wohl ihren Gebrauch als Hydrostaten mindestens herabdrückt.

Nächstdem kommen die Erweiterungen in der Kiemengegend, die häufig zur Luftatmung dienen.

Auf diesen Grundlagen entwickelt sich eine ganze Reihe von Abänderungen, alle mit derselben Tendenz. Wie sehr eine solche Erweiterung der Respiration vonnöten, das zeigen die vielen toten Fische, die an heißen Sommertagen, wenn Gewitterschwüle die Verwesung der organischen Reste in langsam fließenden kleineren, nicht ganz reinen Gewässern befördert, an der Oberfläche treiben.

Manche Fische vermögen den Landaufenthalt deshalb längere Zeit zu ertragen, weil ihre Kiemenspalten sehr verengert sind und das Wasser zurückhalten. *Periophthalmus*, der hierher gehört, haben wir bereits als halbes Landtier kennen gelernt. Der gemeine Aal, der den gleichen Vorzug genießt, scheint doch niemals freiwillig das Wasser zu verlassen, wie man früher vielfach annahm, wiewohl neuerdings von französischer Seite die Behauptung wieder auftaucht (374). Sein südamerikanischer Verwandter dagegen, der Zitteraal, wühlt sich bei Eintritt der Trockenheit, im Kreise sich drehend, runde Löcher in den Schlamm. Dass beim *Gymnotus* auch Darmatmung ins Spiel kommt, dafür spricht sein Verhalten in kleinen Gefäßen, wo er bald an die Oberfläche steigt, Luft zu schöpfen, wie die Schmerlen (145).

Dafür, dass die Schwimmblase als Lunge fungiert, scheint nicht bloß der *Protopterus* zu sprechen, bei dem die Blase eine echte zellige Lunge darstellt, deren Gang von unten in den Schlund mündet, und die während des Trockenschlafes als einziges Atemorgan fungiert, nachdem die Hautrespiration des über den Kopf geschlagenen Schwanzes, durch den bei schwacher Pigmentierung das Blut durchscheint, neuerdings wieder unwahrscheinlich geworden ist, — sondern dafür spricht, wie es scheint, auch ein echter Knochenfisch, der Mormyride *Gymnarchus*, dessen Schwimmblase im Innern zellig und sehr ausdehnbar ist. Ähnlich manche Welse, Arten von *Pimelodus*, sowie von *Erythrinus*, mit innerer zelliger Flächenvergrößerung oder mit äußerer, durch einen Kranz von blinddarmartigen Zipfeln. Die zellige Struktur der Ganoiden *Amia* und *Lepidosteus* erinnert wieder an die Dipnoer.

Von den Symbranchiden, die den Aalen nahe stehen, ist der benga-

lische Amphipnous Cuchia durch sein Atemorgan insofern bemerkenswert, als an Stelle der normalen vier Kiemenbogen nur der zweite eine Kieme trägt, die auch rudimentär ist. Die Schlitze zwischen den Kiemenbogen sind sehr eng. Als Ersatz dafür ist an jeder Seite des Körpers hinter dem Kopfe ein lungenartiger Sack entwickelt, der zwischen dem Zungenbeine und dem ersten Kiemenbogen mündet. Sein Inneres ist reichlich mit Blutgefäßen versehen, von welchen die arteriellen aus den Kiemenarterien entspringen, während die austretenden sich zur Aorta vereinigen.

Unter den Stachelflossern sind die ostindischen Ophiocephaliden und Labyrinthfische wegen ihrer Landanpassung berühmt. Die ersteren haben eine einfache Nebenhöhle neben den Kiemen, ohne accessorisches Kiemenorgan, ihre Mündung wird teilweise durch eine Schleimhautfalte verschlossen; sie dient wahrscheinlich der Luftatmung, die Lebensweise wenigstens spricht dafür. Man hat sie mehr als einmal auf trocknem Lande beobachtet, den Schlangen gleich von einem Gewässer zum anderen kriechend. Sie sind im Stande, die Zeit der Dürre zu überdauern, indem sie in halbflüssigem Schlamme leben oder im Zustande der Erstarrung unter der erhärteten Kruste des Bodens eines Wasserbeckens liegen, aus welchem jeder Tropfen Wasser verschwunden ist. Gewöhnlich liegen zwei zusammengekrümmt in gemeinsamer Höhle, vielleicht um sich gegenseitig feucht zu erhalten. Während des Zustandes der Erstarrung ist nach Günther's Meinung die Atmung wahrscheinlich gänzlich eingestellt (?); so lange aber der Schlamm noch weich genug ist, um ihnen zu gestatten an die Oberfläche zu kommen, erheben sie sich von Zeit zu Zeit, um eine Quantität Luft einzunehmen. Bei einigen Arten hat man beobachtet, dass diese Gewohnheit auch während der Periode des Jahres, in welcher der Fisch in normalem Wasser lebt, fortgesetzt wird, und dass Individuen, die man in einem Becken hält und daran verhindert, an die Oberfläche zu kommen und ihre Luft zu Zwecken der Atmung zu erneuern, ersticken. — Die Labyrinthfische mit ihrem so bekannten Organ, das noch immer gelegentlich als Nebenkieme gilt, aber mit Luft gefüllt wird, was Semper so nachdrücklich hervorhebt und begründet, werden von letzterem als die wahren Amphibien bezeichnet, da sie Medium und Atmung willkürlich wechseln können, *Spirobranchus, Ctenopoma* in Afrika, *Anabas* in Indien, der Kletterfisch, der sich mit den Präopercularstacheln in der Rinde eines Baumes befestigte, dann den Schwanz krümmt und die Stacheln der Afterflosse einbohrt, um durch Abwechselung dieser Bewegungen emporzuklimmen. Beim *Anabas* interessiert besonders die allmähliche,

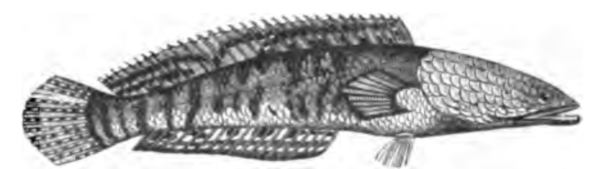


Fig. 84. *Ophiocephalus striatus.* (Nach Günther.)

postembryonale Entwickelung des Labyrinthes, weil sie wahrscheinlich die Art des Erwerbs während des Lebens noch andeutet. »Es besteht, sagt GÜNTHER, aus mehreren außerordentlich dünnen Knochenblättchen, welche die Gestalt einer Ohrmuschel haben und concentrisch über einander liegen, so dass das am tiefsten gelegene das größte ist. Der Grad, in welchem diese Blättchen entwickelt sind, ist von dem Alter abhängig. Bei Exemplaren von $1^1/_2$ bis $2^1/_2$ Zoll Länge sind nur zwei solche Blättchen vorhanden, ein drittes ist durch eine kleine Vorragung an der centralen Basis des zweiten oder äußeren Blattes angedeutet. Bei Exemplaren von 3 bis 4 Zoll Länge ist das dritte Blatt entwickelt und bedeckt die Hälfte des zweiten. Die Ränder aller Blättchen sind gerade und nicht gefranst. Bei Exemplaren von 4 bis 5 Zoll erscheint ein viertes Blättchen im basalen Centrum des dritten Blattes. Die anderen Blättchen wachsen in ihrem Umfange fort und ihre Ränder werden nun gewellt und leicht gefaltet. CUVIER und VALENCIENNES haben noch größere Exemplare untersucht, nach denen ihre bekannte, complicierte Abbildung hergestellt ist.«

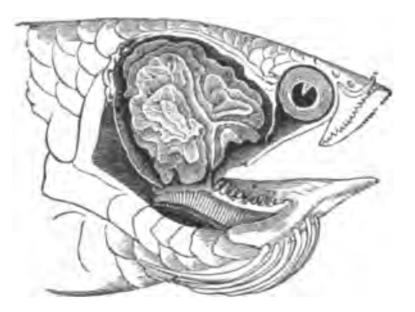


Fig. 85. Superbranchialorgan von *Anabas*. (Nach GÜNTHER.)

Die reiche Familie der Siluroiden hat manche Einrichtungen, die der Luftatmung dienen, außer den erwähnten, zelligen Schwimmblasen. *Saccobranchus,* der Kiemensackwels, besitzt jederseits eine sackförmige Erweiterung der Kiemenhöhle, welche sich rechts wie links zwischen den Muskeln bis in den Schwanz hinein erstreckt. Bei den kleinen Panzerwelsen fungiert der Darm, bis zwanzigmal so lang als der Körper, ganz wie eine Lunge. Entsprechend das, was über die Lebensweise vieler bekannt geworden ist. Der aalartige Scharmut

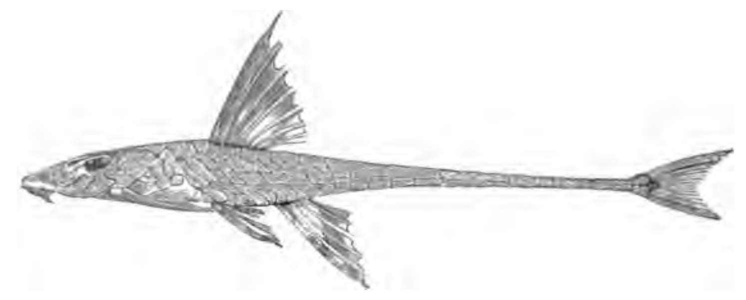


Fig. 86. *Loricaria lanceolata.* (Nach GÜNTHER.)

des Nils und seiner Kanäle, die bei der Überschwemmung gefüllt werden, wandert beim Austrocknen aus, indem er sich mit Hilfe seiner Flossen und unter schlängelnden Bewegungen seines Leibes über

feuchten Schlamm forthilft bis zum nächsten Wasser. Die Kielwelse (*Doras*) so gut wie *Callichthys* wandern ähnlich in Scharen weit über Land, indem sie sich auf die Stacheln der Brustflossen stützen und mit dem biegsamen Schwanze vorwärts stoßen. Finden die Züge kein Wasser, so graben sie sich in den weichen Schlammboden ein, wo sie, bis sich an der Stelle wieder Wasser ansammelt, in einer Art von Erstarrung liegen bleiben. Ganz ähnliches gilt von eigentlichen Panzerwelsen oder Loricarien.

Ganz besonders merkwürdig deshalb, weil die Familie vorwiegend marin ist, stehen allen diesen potamophilen einige Clupeiden zur Seite mit ähnlichen Einrichtungen. *Chatoessa* von den Küsten, den brackischen und süßen Gewässern Centralamerikas, Australiens, Ostindiens und Japans, hat ein accessorisches Organ am vierten Kiemenbogen, *Chanos* (*Lutodira*) besitzt ein solches in einer Höhle hinter der eigentlichen Kiemenhöhle; die Schleimhaut der Speiseröhre erhebt sich zu einer Spiralfalte (147). (Ebenso ist wohl das accessorische, spiralige Organ am vierten Kiemenbogen von *Heterotis* im oberen Nil zu deuten.) *Chanos salmoneus*, gemein im indo-pacifischen Ocean, besucht ebenso gut Süßwasser. Sind die Clu-



Fig. 87. *Doras marmoratus*. (Nach Günther.)

peiden, als marine Physostomen, vielleicht im Süßwasser entstanden? Bei ihnen hält die Erklärung am schwersten, wenn wir noch eine irgend welchem anderen Zwecke, vielleicht der Entleerung überflüssig aus dem Blute in die Schwimmblase abgeschiedener Gase dienende Einrichtung sehen, nämlich den Canal, in den das Hinterende der Blase beim Häring ausgezogen ist und durch den sie hinter dem After, gewöhnlich links von der Geschlechtsöffnung, frei nach außen mündet.



Fig. 88. Kiemenkorb von *Lutodira* (*Chanos*) von oben; die eine Spiralausstülpung der Schlundwand geöffnet. (Nach HYRTL.)

Der *Lutodira* am nächsten kommt vielleicht der afrikanische *Heterotis niloticus*, denn auch hier »trägt der vierte Kiemenbogen ein spiraliges, accessorisches Organ, dessen Funktion noch unerklärt ist.« Dabei ist die Schwimmblase zellig, doch wohl ein Hinweis auf Luftatmung.

Von einem anderen Süßwasserfisch des Nils, *Citharinus*, hat SAGEMEHL neuerdings die accessorischen Branchialorgane untersucht (146). Es ist eine canalartige Ausstülpung der letzten Kiemenspalte. Der Canal kann durch das knopfförmige obere Ende des vierten Ceratobranchiale geschlossen werden; es münden vierundzwanzig Läppchen hinein, jedes mit einem Hohlraum. Es handelt sich wiederum vielleicht um Luftatmung; denn auch bei unseren einheimischen Süßwasserfischen fängt sich die bei Wasserverderb geschnappte Luft oben und hinten in der Kiemenhöhle.

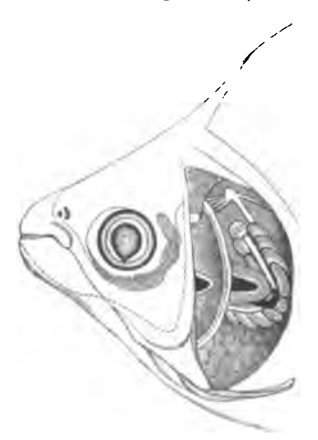


Fig. 89. Kopf von *Citharinus Geoffroyi* C. V. Das accessorische Branchialorgan ist freigelegt, der größte Teil der Kieme des vierten Bogens ist entfernt. Über dem Organ ist der Nervus vagus sichtbar. (Nach SAGEMEHL.)

Die letztere Einrichtung, die an und für sich so ganz selbstverständlich ist, giebt die richtige Erklärung für die Bildung der accessorischen Atemorgane. Wo die Luft zuerst sich ansammelt, accommodiert sich die Mund- oder Schlundhaut an deren Ausnutzung, und das wird der Ausgangspunkt für die weitere Vergrößerung der luftatmenden Fläche.

Ganz auf dieselbe Weise ist wahrscheinlich das Atemorgan der Ampullarien zu erklären, bei denen die Lungenhöhle so wunderlich über der Kiemenhöhle liegt, durch ein Loch in deren Decke zugänglich. Auf dem Lande dringt die Luft frei ein, die Lungenhöhle

öffnet und schließt sich, ihr Boden geht auf und ab, die Körperbewegungen unterstützend. Im Wasser wird der Sipho etwa alle halben Stunden einmal an die Oberfläche gebracht, und das Tier macht zehn bis fünfzehn Atemzüge von je sechs bis acht Secunden Dauer, den Kopf aus- und einziehend; also ganz ähnlich den Walen (404).

Durch ihre Deckel beinahe prädestiniert für die Luftatmung erscheinen die Kiemenhöhlen der zehnfüßigen Krebse; von unten hereinragend die Epipodialkiemen, die ganze Decke frei, um der eintretenden Luft Einwirkung zu gestatten und durch Ausbildung eines Gefäßnetzes ihr den Sauerstoff zu entziehen (s. Semper). Sehr bezeichnend ist es für die wichtigste in dieser Hinsicht in Betracht kommende Gattung, *Telphusa*, dass sie in Südeuropa sich auf das süße Wasser beschränkt, in den Tropen auch auf das Land geht. Dort aber haben wir ja auch Neritinen, die auf Bäumen hausen! und die Orchestien auf den Bergen unter Steinen außerhalb des Wassers!

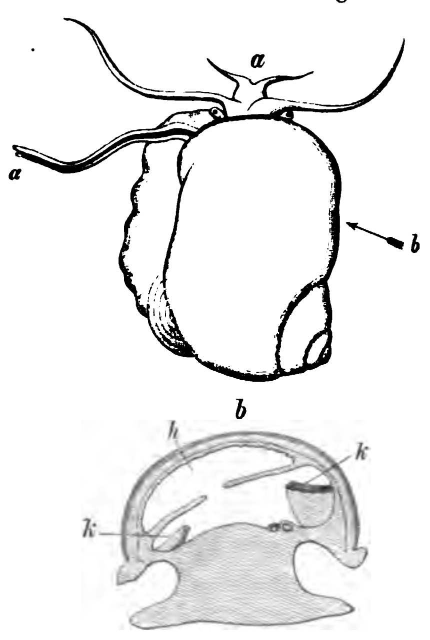


Fig. 90. *Ampullaria.* Darunter ein schematischer Schnitt durch dieselbe. *k* Kiemen, *b* Lunge. (Nach Semper.)

Der Einfluss der Wärme ist hier ganz besonders bedeutungsvoll, und höchstens die *Limnaea truncatula* ist auch bei uns ein Wassertier, das sein Element verlässt, durch die Lunge dazu vorbereitet. Alle übrigen, namentlich die Fische, sind Bewohner der wärmeren Erdstriche, ein Zug, der auf die Entstehung der alten Landfauna höchst wahrscheinlich sein Licht wirft. Ein anderer wesentlicher Charakter aller dieser luftatmenden Respirationsorgane ist der, dass sie an die wasseratmenden anknüpfen. Wir kennen keine Lunge in der Entstehung, welche von einem anderen Körperteile ausginge, da doch bei den Schnecken z. B. sich sehr wohl eine neue Lunge bilden könnte durch Hauteinstülpung und bei den Fischen ebensogut ein accessorisches Atemorgan, aus einer Hautfalte etwa sich herleiten könnte. Überall knüpft die Luftatmung an den Darm oder die Kiemenhöhle an, trotzdem dass ursprünglich die ganze Haut zur Respiration befähigt ist. Im Wasser scheinen sich mannigfach neue Atemwerkzeuge durch Hautausstülpung, flächevergrößernde Anhänge und dergl. zu erzeugen, ich erinnere an die Epipodialkiemen der *Haliotis*, die vielleicht (nach Thiele) dem ursprünglichen Mantelsaum, d. h. dem der Muscheln, entsprechen, an die vielerlei

atmenden Rückenanhänge der Gymnobranchien und an die Haut der Basommatophoren, auf welche letztere wir wieder zurückkommen. An und für sich ist gar nicht einzusehen, warum nicht auch eine Lunge auf solche Weise neu sich bilden sollte, und es ist vielleicht nicht ganz ausgeschlossen, dass beim Wels, *Silurus*, den vielen Luftanpassungen der Familie entsprechend, jener Hohlraum, in den man durch eine enge Öffnung hinter und über der Wurzel der Brustflosse gelangt, den Rest einer alten Lunge darstellt; die Bewegungen der Flosse, als Stützen auf dem Lande gebraucht, konnten sehr wohl die Füllung mit Luft bewirkt haben. Indes ist das eine Hypothese, welche bis jetzt nur eine entfernte Möglichkeit für sich beanspruchen darf und jenes Gesetz der Abhängigkeit der Lunge vom Darm und von der Kiemenhöhle noch nicht erschüttern kann.

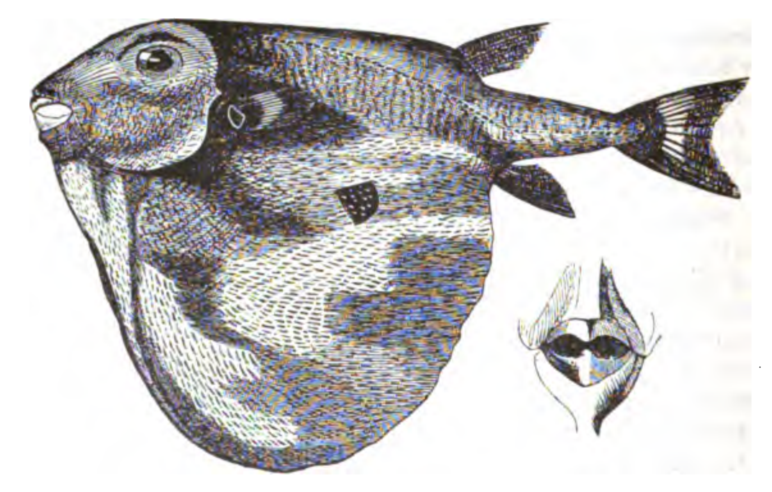


Fig. 91. *Triodon bursarius*, mit aufgeblasenem Luftsack. (Daneben das Maul von vorn.) (Aus Giebel.)

Darf man hier auch die Plectognathen *Diodon*, *Triodon* und *Tetrodon*, die mit ihrem Panzer unter allen echten Seefischen den potamophilen Ganoiden am nächsten stehen, heranziehen? Ihr Luftkropf, der zum Aufblasen dient, könnte ebensowohl anfänglich respiratorische Zwecke gehabt haben, oder hat er sie nebenbei noch? Dann hätten wir hier eine doppelte Darmausstülpung, die erste, die zur Schwimmblase wird, und die zweite, die zum Schutz abgelenkt wurde und vielleicht durch das unförmliche Aufblasen die Tiere zu echten Schwimmern gemacht hat. Damit ist nicht gesagt, dass sie nicht anfänglich Schlamm- oder Strandbewohner oder Fische flacher Süßwasser gewesen sein könnten. Und eine Eigentümlichkeit deutet vielleicht darauf hin, der Mangel der Bauchflossen nämlich. Dieser ist in der That ein bezeichnendes Merkmal der Grundfische, wie des Aales, oder solcher, die sich in engen Tümpeln aufhalten. Die Cyprinodonarten, in allen Gewässern der Tropen sattelgerecht, stoßen sich in kleinen Pfützen nicht selten die Bauchflossen ab,

ohne weiter Schaden zu leiden. Von den verwandten Heteropygiern hat man den blinden *Amblyopsis spelaeus* der Mammuthöhle gelegentlich ohne Bauchflossen gefunden und die Gattung *Typhlichthys* darauf gegründet. Und das andere Genus dieser Familie, das man nur einmal in einem Reisfelde fand, *Chologaster*, hat ebenfalls keine Bauchflossen. Unter diesem Gesichtspunkt gewinnen vielleicht doch die engen Kiemenspalten des Aales die Bedeutung, dass sie ihm früher das Betreten des Landes ermöglicht haben. (Weiteres s. u. Cap. 23).

Schließlich sei noch auf die Thatsache hingewiesen, dass die sämtlichen Anpassungen, die wir in diesem Abschnitt besprochen haben und die auf die Anpassung an die Luft abzielen, nur Mitglieder der echten potamophilen Fauna betreffen, keinen der Neueinwanderer, allein von den ohne große anatomische Änderungen biologisch sehr wechselnden Amphipoden (*Orchestia*) abgesehen, zeigt ein ähnliches Vermögen, Beweis genug, wie langsam und allmählich alle diese Adaptationen erworben wurden.

Zehntes Capitel.

Die einfacheren Stufen des Landlebens.

Das Feuchtigkeitsbedürfnis der ersten Landtiere, die mehr oder weniger als Amphibien leben, hält sie naturgemäß von Localitäten, wie Wüsten, oder im kleineren und feineren von Orten, die der Sonne stark ausgesetzt sind, fern; sie meiden exponierte Abhänge wie Baumkronen und felsiges Gestein. Dagegen sind ihnen alle solche Wohnräume willkommen, die, kurz gesagt, die entgegengesetzten Bedingungen aufweisen und die wir sogleich etwas zu classificieren versuchen wollen. Ein Zug, der dabei auffällt, betrifft das unerwartete Vorkommen mancher Formen, die, ihrer Organisation nach, sehr wohl unter Xerophilen zu erwarten wären. Sie sind gewiss geeignet, die Schöpfungsgeschichte aufzuhellen, denn der Zug ist dann, wenn er ganze Gruppen umfasst, mit aller Wahrscheinlichkeit ein atavistischer. Ebenso selbstverständlich ist die Beteiligung vieler anderen Formen, deren zahlreichere Verwandte den vollen Einfluss der Meteore nicht scheuen, an der Besiedelung jener feuchteren Wohnungen; sie machen das Urteil darüber, was alt ererbt, was jung erworben, natürlich wieder am unsichersten; und deshalb werden die Wirbeltiere hier wieder von der Betrachtung ausgeschlossen.

Nach der Erfahrung, dass heftige Gegensätze die Umbildung der Organisation viel weniger günstig beeinflussen, als langsam überklingende

Bedingungen, werden wir nicht jene Pfützen, sei es auf zerkleinertem, zu Erde gewordenem Gesteinsmaterial, seien es Felsenaushöhlungen selbst, welche einem schnellen und völligen Austrocknen bei jeder Trockenperiode unterliegen, als die Ausgangspunkte für die Landanpassung ansehen dürfen, sie haben zur passiven Auswanderung im latenten Zustande Veranlassung gegeben. Vielmehr sind es Schlamm- und Sumpfgebiete, die entweder in der Uferzone größerer Wasseransammlungen liegen und von diesen aus durch die Capillarität des Bodens noch lange nach dem Zurückweichen des Spiegels mit Feuchtigkeit durchtränkt werden, oder die für sich abgeschlossen sind und in Trockenzeiten keine freie Wassermasse mehr zeigen, aber durch die physikalische Beschaffenheit des Erdreichs oder reichen Pflanzenwuchs zu langem Feuchtbleiben befähigt sind.

Minimale, aber constante Wasseransammlungen werden durch die ausgiebige Berührung mit dem Festen gewiss, ohne den Zwang der Schlammgebiete, zur freiwilligen Emigration einladen. Freiwillig allerdings würde sie bloß sein in Bezug auf das Medium, die treibende Kraft wäre im Concurrenzkampfe der Einwohner zu suchen. Solche Verhältnisse würden am besten sich ausprägen in jenen nie versiegenden Behältern, wie sie die Epiphyten, vor allem die Bromeliaceen, in ihren basalen Blatterweiterungen darbieten. Vielleicht könnten auch die von der Pflanze selbst durch Secretion beständig gefüllten Wasserkrüge in Betracht kommen, wie wir sie von fleischfressenden Pflanzen, Nepenthes etwa, kennen. Leider haben wir von deren Bewohnern nur spärliche Nachrichten, die Bromelienbecher beherbergen, das ist sicher, eine niedere Tierwelt, sie bedarf aber noch sehr der Durcharbeitung.

Vom Schlamme geht ein Weg, auf den weitere Austrocknung von selbst verweist, in die Erde. Die Limicolen werden zu Terricolen. Die Vorteile der Drainage für die Landwirtschaft sind bekannt genug. Die Wasserabfuhr und Durchlüftung des Bodens, selbst des leichten sandreichen, schädigt das Pflanzenwachstum nicht, sondern befördert es, Beweis genug, dass die durchstreichende Luft das Erdreich nicht austrocknet. Dessen wasserhaltende Kraft verhindert es. Und so werden sich die Terricolen in ihren Löchern einer gleichmäßig mit Feuchtigkeit gesättigten Atmosphäre erfreuen. Dass es diese ist, welche sie brauchen, geht aus mancherlei Thatsachen hervor, nicht zum mindesten aus ihrer Flucht vor dem flüssigen Medium, das sie in nassen Zeiten an und über die Oberfläche treibt oder sie asphyktisch macht.

Nur wenig weicht von diesem Wege die Richtung ab, welche den unterirdischen Räumen ihre Einwohnerschaft giebt. Die Spalte unter dem Stein, der auf den Erdboden drückt, die Klüfte der Felsen, die Grotten sind die Etappen auf der Bahn in die dunkle Teufe, ähnlich wie bei der Entwickelung des bergmännischen Betriebes. Freilich giebt es hier noch einen zweiten gewaltsamen Weg, einen Sprung, den viele durchzumachen haben, wenn sie von Tagewassern, die sich in Spalten hinabstürzen, mitgerissen werden. Das werden allerdings mehr Wasser-

tiere sein. Aber wenn auf diese Weise die unterirdischen Höhlen ihre potamophile Fauna erhalten, dann ist nicht ausgeschlossen, dass von dieser aus unmittelbar sich eine terrestre herausbildet. Die cavicolen Landtiere können also einen recht verschiedenen Ursprung haben.

Den Terri- und Cavicolen sehr nahe stehen biologisch die bohrenden Geschöpfe im Inneren der Pflanzen. Sie schaffen sich durch solches Eindringen die gleichmäßig feuchte Atmosphäre selbst.

Die wasserhaltende Kraft der Pflanzen, die bei den Limicolen ins Spiel kommt, und die im 9. Kap. betont wurde, giebt eine der wichtigsten Bedingungen für die Landanpassung. Selbst in verwesenden ist sie kaum geschmälert. So entstehen die Humicolen, denen sich naturgemäß die Stercoricolen, die Mistliebhaber, anschließen. Von den lebenden Pflanzen haben wir jene niederen früher angeführt, welche die atmosphärische Feuchtigkeit am besten zurückhalten, die Nostocaceen, Flechten und Moose; aber auch das Wurzelgeflecht derer, die sich mit kümmerlicher Erdkrume begnügen, wirkt ähnlich. Man könnte ihre Tiere entsprechend classificieren; indes erheischt wohl die Sorge vor übertriebener Specialisierung einen gemeinsamen Gesichtspunkt, daher wir sie als Muscicolen zusammenfassen. Teils die epiphytische Befestigung vieler dieser Gewächse, teils der Humus, den sie in den Ritzen und Reußen der Bäume ablagern, lässt auch die Rindenfauna ihnen zurechnen.

Vielleicht könnte man hierher jene zählen, welche durch selbstverfertigte Gehäuse sich vor den starken Einflüssen der Atmosphäre, vor allem der Trocknis, schützen, die Tubicolen des Landes.

Eine besondere Gruppe stellen naturgemäß die Uferbewohner oder Riparier dar, mögen sie am Bach, am See hausen oder am Gletscherrand oder auf der feuchten Wiese.

Endlich hängt die Luftfeuchtigkeit wesentlich von der Temperatur ab; denn für die Beeinflussung der Organismen kann bloß der relative Wassergehalt maßgebend sein, eine direkte Funktion der Wärme. Diese aber ist eine beinahe ausschließliche Funktion des Sonnenlichtes, so dass die Feuchtigkeit sich ohne weiteres nach den Tageszeiten regelt. Daher muss Wassertieren selbstverständlich der Aufenthalt auf dem Trocknen während der Nacht am leichtesten werden; und die nocturne Fauna, so viele Neuanpassungen sie enthält (— man könnte wohl zum mindesten jede Klasse, vielleicht jede Ordnung in Tag- und Nachttiere spalten —), sie setzt sich doch zum großen Teile aus Elementen zusammen, die das Sonnenlicht scheuen, seit ihre Ahnen das Wasser verließen, und sich tagsüber an geschützten, d. h. zugleich durchfeuchteten Orten verstecken.

Es bedarf kaum der Erwähnung, dass alle diese Beziehungen in labyrinthischer Weise sich durch einander winden und schlingen; es können eben unsere Sonderungen nicht viel mehr sein, als die künstlichen Pfade, die wir uns nach verschiedenen Richtungen durch eines Urwaldes Gewirr hauen, um einen Überblick zu erhalten. Des Urwaldes Natur wird dadurch nicht in natürliche Gebiete zerlegt.

A. Limicola.

Auf und in dem feuchten Schlamm, der bei sommerlicher Wärme den hässlichen Rest flacherer Süßwasser bildet, sollte man wohl mehr Tierleben zu finden erwarten, als dem Suchenden gelingt. Die Insektenimagines sind ausgewandert, indem sie fliegend anderen Tümpeln zustrebten, die Krebse zum guten Teil bereits umgekommen, oder wie die Cypriden in ihre Schalen zurückgezogen, oder wie die Daphniden, den Eiern die Abfindung mit der Calamität überlassend, ähnlich die Protozoen; die Schnecken und Muscheln im Schlamm geborgen; hinter Kalkdeckeln, wie manche Planorben, oder zwischen ihren Klappen wie die Muschelchen. Höchstens eine Anzahl von Dipterenlarven und von Würmern hält noch aus, von Nematoceren etwa die Larven schlammbewohnender *Chironomus*, die überall beinahe zu finden sind, *Hydrobaenus*, *Tanypus*, von Brachyceren *Oxycera* und *Eristalis*, und manche andere; unter den Oligochaeten trug ja die eine Gruppe geradezu bis vor Kurzem den Namen, den wir dieser biologischen Abteilung gegeben haben. Wenn auch viele dieser Limicolen bloß den schlammigen Boden am Grunde nie versiegender Gewässer bewohnen, *Lumbriculus*, *Limnodrilus*, *Tubifex*, *Nais*, *Dero* u. a., so finden wir doch auch geradezu Formen, die jetzt noch das normale Übergangsgebiet zwischen Schlamm und Erde bevorzugen, so ist es der stattliche, 14 cm lange *Phreoryctes filiformis* Vejd., der sich in feuchter sandiger Erde an Ufern so gut wie unter Steinen der Bäche und Flüsse findet. Immerhin ist die Anzahl derer, die im Boden noch aushalten, nachdem er die Wasserbedeckung mit der atmosphärischen vertauscht, nicht gerade groß.

Die Hirudineen ertragen zum Teil leicht die amphibiotische Weise; schon die Art, wie der medicinische Blutegel seine Eier im Uferboden, ein Stück vom Wasser absetzt, ist der regelmäßige Ausdruck.

Noch eine Wurmgruppe fehlt auch hier nicht, die Nematoden, und zwar von verschiedenen Gattungen der freilebenden Familie der Enopliden; *Dorylaimus*-, *Tripyla*- und *Trilobus*-Arten wären etwa zu erwarten.

Dass das Leben in und auf dem trockengelegten Schlamme in den Tropen reicher ist und auch mehr größere Formen umfasst, Brachyuren, Fische, ist natürlich, und früher genügend erwähnt.

B. Terricola.

Das Leben in der Erde ist verhältnismäßig sehr reich, teils dauernd, teils und das noch mehr als Durchgangsstation für das oberirdische.

Die Protozoen, die hier nicht fehlen, werden besser bei den Muscicolen betrachtet.

Wieder treten auch hier die Enoplidengattungen *Dorylaimus* und *Tripyla* uns entgegen, und die Anguilluliden, die in Pflanzen schmarotzen und mit ihnen emporwachsen oder unterirdisch schmarotzen, wie

Heterodera und *Tylenchus*, nehmen ihre Verbreitung frei durch den Boden, vielleicht ein Hinweis auf die Entstehung ihres Parasitismus. Aber selbst die weiter abweichenden, viel größeren Mermithiden könnten von terricolen abstammen, sie verleben hier ihre erste Jugend und wandern dann in echte Landtiere ein, besonders Orthopteren, Lepidopteren, Coleopteren, Arachnoiden und Landschnecken, um schließlich wieder befreit im und am Boden auch ihr Grab zu finden.

Von den Oligochäten sind die Lumbriciden speciell diesem Aufenthalt angepasst, so dass sie die starke Durchfeuchtung scheuen, sie sind das Muster und der Stamm aller Terricolen. Die Enchytraeiden mit hellem Blute stellen insofern einen jüngeren Nachschub dar, als sie von vielen Systematikern noch mit den Limicolen vereinigt werden, den Terricolen entgegen. Der Einfluss der Tropen zeigt sich in den Riesenformen von Regenwürmern, die (*Megascolex*) mehrere Fuß Länge erreichen können, aus Amazonien, aus der Umgegend des Chimborazzo (ein Exemplar im Straßburger Museum), vom Cap, von Ceylon; sie leben versteckt im schwersten Boden und kommen nach anhaltendem Regen, völlige Durchtränkung fürchtend, an die Oberfläche, echte Landtiere. Ihre z. T. blaue Färbung harrt noch der Erklärung.

Auch an der untersten Schwelle der Würmer, bei den Rhabdocöliden, finden wir Erdbewohner, sicher vielleicht nur eine Art, eine zweite wenigstens gelegentlich. Die letztere ist *Prorhynchus stagnalis*, die rascheste Turbellarie, die sich in geschwinden Schlängelungen, mit dem Vorderende äußerst heftig nach allen Seiten tastend, durch das Wasser, dessen erdigen oder schlammigen Niederschlag, oder auch durch feuchte Erde bewegt. v. Graff fand sie u. a. in der Erde eines Blumentopfes im Frankfurter Palmengarten. *Prorh. sphyrocephalus* dagegen traf de Man in der Umgegend von Leiden weit vom Wasser entfernt, so dass es ein echter Landbewohner zu sein scheint.

Den Regenwürmern folgen verschiedene Feinde (außer Maulwurf, Amphisbänen und Cöcilien), bei uns hauptsächlich die Scolopender (»*Geophilus*«), in Südeuropa, bez. Italien und der pyrenäischen Halbinsel, Nordafrika und auf den atlantischen Inseln die Testacellen, auf den Azoren die einzige Charaktergattung dieses einsamen Archipels, die *Plutonia* (s. *Viquesnelia*). Auch die Daudebardien zählen aus unserer Fauna dazu, wiewohl sie ihren Hunger auch mit anderen Tieren stillen (Asseln, Schnecken u. a.). Es scheint in der That, dass diese Tiere lediglich den Regenwürmern nachgegangen sind, dass also bei ihnen der Aufenthalt kein primärer, sondern eine Rückanpassung vom Lande aus ist. Freilich weit ist der Weg nicht gewesen, und ihre Vorläufer gehören etwa der muscicolen Fauna an, wo wir zunächst die meisten Myriopoden wieder antreffen. Es gehen aber noch andere in die Erde, wiewohl meist kleinere; *Polydesmus complanatus* und namentlich *Julus guttulatus*, der für die Infektion des Menschen mit *Ascaris lumbricoides* verantwortlich gemacht wurde. Von einem brasilianischen *Polydesmus* hat Göldi unterirdische Bauten beschrieben (148). — Was die Schnecken

anlangt, so werden die Testacelliden noch häufig an den Anfang des Systems der Pulmonaten gestellt, nicht ganz mit Recht. Die Daudebardien gleichen in der Jugend völlig den Hyalinen; nachher dehnt sich ihr Schlundkopf übermäßig in die Länge und Breite, namentlich in die Länge, da er eine gewaltige Radula zum Bewältigen der großen Beutetiere entwickelt. Dadurch schwillt der Vorderkörper so auf, dass er innerhalb des Schälchens keinen Raum mehr hat, wiewohl dessen starke Mündungserweiterung das Bestreben der Retraction noch andeutet, sie ist nur durch Rückziehversuche zu Stande gekommen. Die veränderte Wachstumsrichtung giebt aber dem Körper eine wurmförmige Gestalt, bei der das nunmehr flache Schälchen, fast senkrecht gestellt, den hinteren Abschluss bildet (149). So vereinigen sich die durch die Anpassung an das Verschlingen der Beute gesetzten Körperveränderungen zugleich, um das Tier zu deren Verfolgung in den Röhren geschickt zu machen, so dass die Schale in ihrer neuen Stellung möglichst wenig Hindernisse bietet (die übliche Scheinteleologie). Die höchste Steigerung dieser Anpassung zeigt die *Testacella*, die, auch in geographischem Sinne, die Weiterentwickelung der Daudebardien repräsentiert (die Gebiete beider Gattungen berühren sich in der Linie, die vom Rhein durch Italien bis Sicilien nordsüdlich hinunterzieht und schließlich nach Tunis abbiegt). Am besten erkennt man diesen Entwickelungsgang an den Retraktoren des Pharynx. Bei *Daudebardia* sind sie der echte Spindelmuskel, nach Ursprung und Zerlegung in die Bündel für den Schlundkopf und die großen Fühler oder Ommatophoren. Bei der grösseren *Daudebardia Saulzyi* dagegen (von Creta und Syrien) ist dieses Muskels Ursprung weit nach vorn verlegt nach der linken Körperhälfte. Bei den Testacellen aber erstrecken sich zahlreiche Ursprungsbündel, der gewaltigen Zunahme des Schlundkopfes nach hinten entsprechend, von dieser Stelle bis zum Hinterende, wo das Gehäuse sitzt. Der Beweis, dass hier die hinteren Bündel nicht den ursprünglichen Columellaris vorstellen, sondern secundäre Erwerbungen, liefert die Bucca oder der Pharynx. Bei den allermeisten Pulmonaten, und so auch bei *Hyalina* und *Daudebardia*, ragt an seinem Hinterende die Radulascheide, oder



Fig. 92. Verschiedene Zustände einer *Daudebardia* während des Wachstums, rechts das jüngste, links das älteste Stadium, aus der Schale genommen. Der Schlundkopf ist sichtbar. (Original.)

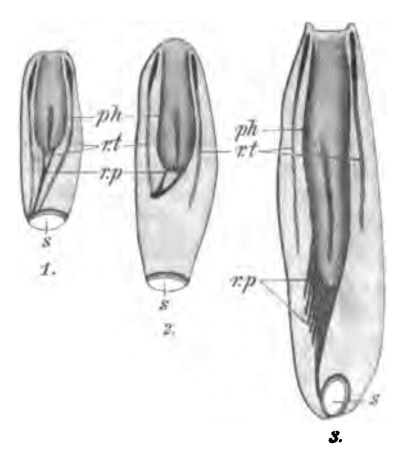


Fig. 93. Schematische Längsschnitte durch Testacelliden.
1. Echte *Daudebardia*.
2. *Daud. Saulzyi* (*Libania*).
3. *Testacella*.
ph Schlundkopf, *r.t* Fühler-, *r.p* Pharynxmuskeln, *s* Schale. (Original.)

der Ursprung der Raspel, zwischen den Muskelbacken frei hervor, auch noch bei *Daudebardia Saulzyi*, bei *Testacella* aber hat sich die Muskelhülle hinten über der Radulascheide geschlossen und nach rückwärts verlängert und entsprechend haben sich neue Muskelbündel herausgebildet. — Die nackte *Plutonia* ist, wie die Anatomie ergiebt, eine umgewandelte Azorenvitrine, deren Gehäuse unter dem Einfluss der ozeanischen Feuchtigkeit so wie so sehr schwankend und kalkarm ist und selten bis zum Mundsaum wohl ausgebildet, und unter demselben Einfluss von dem sich dehnenden Mantel völlig verdeckt wird; so kommt endlich durch Verwachsung über der Schale eine Nacktschnecke zu wege, die der unterirdischen Regenwurmnahrung angepasst ist, und die den Mantel nicht am Hinterende, sondern in der Mitte über dem Rücken gelagert hat. Ihr wird das Eindringen in Erdspalten dadurch erleichtert, dass der Körper seitlich stark comprimiert ist. So sind diese Testacellidenformen weiter nichts als Convergenzen in Folge gleichen Hinabdringens in die Erde den Regenwürmern nach. Im Kaukasus hat sich auf demselben Wege noch eine ganz andere »Testacellidengruppe« gebildet, die Trigonochlamydinen. Endlich scheinen auch die langspindelförmigen Gehäuse der kleinen mexikanischen Strebelien und großen Glandinen von Centralamerika und Südeuropa durch dieselbe Anpassung wo nicht hervorgebracht, so doch gestreckt und gemodelt worden zu sein. Alles das im Gefolge der Regenwürmer.

Aber auch ohne diese Beziehung halten sich manche Schnecken unter der Erde auf, wenigstens zeitweilig. Die gestreckteste Schale unter unseren einheimischen trägt die kleine blinde *Cochlicopa* s. *Caecilianella acicula* (Nädelchen), die in der Erde hausen soll; ich traf sie einmal unter Moos. In Südeuropa ziehen sich manche *Helices* tagsüber unter die Erde zurück und kommen Nachts hervor, daher sie in Spanien der Schneckensammler mit der Laterne für den Markt sammelt; doch das erinnert an die Nocturnen. *Helix naticoides* aber liegt in Italien fast das ganze Jahr hindurch zugedeckelt einige Zoll tief in der Erde; erst nach den schwereren Herbstregen kommt sie heraus, um schon im Februar wieder zu verschwinden (Kobelt). Bei uns, noch mehr in Südeuropa, kann man die gemeine Ackerschnecke, *Agriolimax agrestis*, mit einigen anderen Nackten, besonders *Arion hortensis* und *Bourguignati*, bei Sonnenaufgang in die Regenwurmlöcher schlüpfen oder sich sonst in den lockeren Boden verkriechen sehen; freilich kommen diese nocturnen ebenso gut bei Regenwetter heraus, so documentierend, dass ihnen die Feuchtigkeit maßgebender ist als das Licht. Wie sehr viele Schnecken nicht nur den heißen Tag, sondern die ganze trockene Jahreszeit unter der Erde verbringen, oft tief vergraben, so dass man in den Mittelmeerländern ihrer zu dieser Zeit nur schlecht habhaft werden kann, so dürften manche wenigstens die Jugend regelmäßig subterran verleben; am prägnantesten wohl die *Parmacella*, jene große

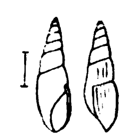


Fig. 94. *Caecilianella acicula*. (Nach Clessin.

Schnecke, die sicherlich nur eine einjährige Lebensdauer erreicht. Sie fehlt z. B. in Südportugal, wo sie gemein ist, während des Sommers anscheinend vollständig; im Spätherbst erscheinen dann die kleinen Jungen und zwar in Algarbien etwas früher als in Lissabon. Sie wachsen den Winter über schnell heran, paaren sich im Frühling und verschwinden nach der Eiablage. Auch unsere Fauna beherbergt zum mindesten eine biologische Parallele, von der die erwachsene Form bei den Muscicolen wieder auftaucht. *Limax tenellus* verbringt genau so den Sommer als ganz junges Tier unter dem Boden, um im Herbst oder Hochsommer emporzutauchen und während der kühlen und kalten Jahreszeit heranzuwachsen, sich fortzupflanzen und abzusterben. Dass dabei die Nahrung, die Anpassung an die Pilze, eine wichtige Rolle spielt, ist eine weitere Complication, deren atavistische Bedeutung wir später zu beleuchten versuchen wollen (s. Cap. 28).

In dieselbe Kategorie gehört aber auch die Art, wie die Schnecken ihre Eier bergen. Trotzdem, dass viele durch eine weiße Kalkschicht gegen das Austrocknen geschützt sind oder selbst, wie die dünnschaligen der Ackerschnecke, dasselbe ein- und mehrere Male ohne Schaden überstehen, werden sie doch alle entweder in die Erde, wie z. B. von *Helix pomatia*, oder zum mindesten in feuchten Detritus, Humus u. dergl. abgelegt, ja *Testacella* birgt sie bis 1 m tief unter die Erde nach Lacaze-Duthiers; es wäre interessant zu wissen, wie sich die zahlreichen Baumschnecken tropisch-feuchter Gebiete, z. B. der Guinea-Inseln oder der Philippinen verhalten. So viel bekannt, werden auch ihre Eier dem mütterlichen Schoß der Erde anvertraut. In unserer Fauna haben wir einige lebendig-gebärende, ein Paar Clausilien, *Balea perversa* und, wie ich nach eigener Erfahrung hinzufügen kann, die kleine *Helix* oder *Patula rupestris*. Der Name der letzteren ist bezeichnend. Sie alle leben, klein wie die *Patula*, oder doch langsam wie jene streckschaligen, vorzugsweise an Felsen, d. h. sie entfernen sich vom durchfeuchteten Boden, und es ist sehr wahrscheinlich, dass die Brutpflege von ihnen erworben wurde als Anpassung an die Trocknis, mögen sie auch jetzt gelegentlich feuchtere Stellen, wie Moos und Flechten sie bieten, bewohnen.

Die I n s e k t e n sind endlich, zumeist in der J u g e n d, sehr vielfach auf den Aufenthalt in der Erde angewiesen. Manche Bodenformen verbergen sich des Tags in Erdlöchern, Thysanuren, Laufkäfer, Staphylinen. Die Acridier legen ihre Eier im Boden ab. Die großen Singcicaden haben unterirdisch hausende Larven mit Grabvorderbeinen. Die Dyticiden zeigen, wiewohl sie vom Lias an bereits nachgewiesen sind und von da an sicherlich ihr Larven- und Imagoleben im Wasser verbringen, ihren terrestren Charakter als Puppen, die in der feuchten Ufererde ruhen. Halticapuppen ruhen in der Erde, ihre Larven leben im Boden dicht unter der Oberfläche. Die vielseitigen Dipterenlarven stufen sich je nach dem Feuchtigkeitsgehalt des Grundes ab, *Chironomus*-Larven leben in feuchter Erde, ebenso die von Dolichopodiden oder Langbeinfliegen, von

Stratiomys und *Odontomyia*, die der Tabaniden; die der Kohlschnake, *Tipula oleracea*, in Gartenerde, werden bisweilen durch ihre Menge schädlich; ähnlich hausen die Larven von Haarmücken, *Bibio*, in der Erde. Mehr trockenen Boden lieben wohl die zahlreichen Engerlinge der Lamellicornier, die Larven von *Lagria*, dem Wollkäfer, die Elateridenlarven, die Drahtwürmer, die den Wurzeln gleichen Schaden zufügen. Ihnen kann man die Wurzelblattläuse anreihen, *Phylloxera*, *Rhizobius*. Bei ihnen wird man sich fragen müssen, ob sie die gleichmäßige Feuchtigkeit und Temperatur oder die Nahrung hinabgeführt habe. Man wird wohl dem ersteren Faktor den stärkeren Einfluss zuschreiben dürfen. Ebenso ist es mit den vielen Schmetterlingspuppen; mit Ausnahme weniger, wie der *Epialus*-Arten, die Wurzelverderber sind (ähnlich der Weizen- und Graseule, *Agrotis tritici* und *Charaxes graminis*), halten sich die Raupen über der Erde auf, wiewohl die von vielen Sphingiden (z. B. *Sphinx atropos*, *convolvuli*) und Noctuinen am Tage Schutz im Boden suchen. Es kommen hier hauptsächlich diese beiden Gruppen mit den Spannern in Betracht. Was führt hier die Larven zur Verpuppung in die Erde? Ist es ein alter Zug, so dass erst die aktiv beweglichen Zustände an die freie Atmosphäre sich gewöhnt haben? oder ist es ein känogenetischer Charakter? Die Antwort muss wohl eine Bejahung der ersten Frage sein, denn die betreffenden Schmetterlinge sind mit wenigen Ausnahmen, wie *Plusia gamma* und andere buntgefärbte Eulen oder *Macroglossa stellatarum*, nächtliche oder Dämmerungstiere (s. u.). Und so mannigfach auch die Schutzfarben sind, welche die Schmetterlinge in der Ruhe verbergen, indem sie dieselben an sympathisch gefärbte Unterlagen treiben, so dürfte doch kaum eine Art, jedenfalls nur eine sehr geringe Zahl, die so nahe liegende Farbenanpassung an Gesteinsunterlage erworben haben; und das deutet darauf hin, dass strenge Trocknis gemieden wird. Die Bombyciden, die als Imagines dieselbe Lebensweise führen, befriedigen das Feuchtigkeitsbedürfnis durch das Gespinnst, mit dem sie die Puppe umhüllen. Den stärksten Gegensatz zwischen Larve und Imago zeigen wohl die Sesien; erst die Rhopaloceren haben sich in jedem Zustand vom Wasser so weit emancipiert, als es einem Insekt überhaupt möglich ist.

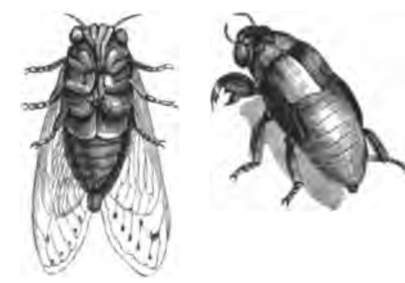


Fig. 95. *Cicada orni*, Uramcicade, nebst Larve. (Aus Hayek.)

Vergessen dürfen aber unter den Terricolen diejenigen nicht werden, welche sich ihre Erdbedeckung selbst herstellen, vor allem die altertümlichen Termiten. Aber auch die Bauten der Ameisen dürften so aufzufassen sein; unter ihnen haben sich nur einige, namentlich die Treiberameisen des äquatorialen Afrika, von der terricolen Lebensweise soweit frei gemacht, dass sie auch Eier, Larven und Puppen offen mit

herumschleppen. Dass sonst viele Abstufungen vorkommen, ist bekannt. Manche Arten überwölben ihre Pfade auch außerhalb der Wohn- und Brutstätten, bei anderen bleiben einzelne Kasten beständig im Stock, bei den meisten ist die Wohnung nur für die Jugendformen ständiger Aufenthalt. Ob aber nicht auch die Verschiedenheit der Puppen, die sich bald in ein Cocon hüllen, bald frei liegen, an der Durchfeuchtung des Materiales, das von der ursprünglichen Erde immer mehr abweicht, beruht, ist wohl bis jetzt noch nicht in Betracht gezogen.



Fig. 96. *Myrmecophila acervorum.* (Aus Leunis.)

An die Ameisen reihen sich aber in dieser Hinsicht außer ihren zahlreichen Inquilinen, wozu bei uns u. a. eine Grylle, *Myrmecophila acervorum*, gehört, die mancherlei Erdwespen, Grab-, Mord-, Sandwespen und Hummeln an, die in gleicher Abhängigkeit vom Boden stehen. Und die Gastfreundschaft zwischen dem Cetonienengerling und den Ameisen ist wohl in letzter Instanz auf die gleichen Interessen der Terricolen zurückzuführen, ebenso vielleicht das Schmarotzertum der Rhipiphoriden und Vesicantien.

Alle diese Gemeinsamkeit der Lebensweise, sei es während des ganzen Kreislaufs ihres Daseins, sei es nur in Jugendformen, oder bei manchen Insekten im Puppenzustande, ist natürlich nicht so zu deuten, als ob alle von Anfang ihrer terrestrischen Existenz, oder doch ihre Vorfahren Erdbewohner gewesen wären. Es ist wohl für viele möglich, wie für die Lumbriciden, die sich aus Schlammbewohnern entwickelt haben. Aber selbst bei diesen ist es nicht unmöglich, oder kaum unwahrscheinlich, dass sie nicht früher ein mehr oberirdisches Dasein geführt haben, denn ihre Röhren haben mit denen der sedentären Chätopoden den Ursprung schwerlich gemeinsam ererbt; nur soviel scheint sicher, dass die terricolen zumeist ihren Aufenthalt gewählt haben in Folge hohen oder stetigen Feuchtigkeitsbedürfnisses, und das ist bei den allermeisten nicht durch Rückanpassung erworben, sondern altererbt, und das weist auf die höhere Altertümlichkeit aller dieser Geschöpfe hin. In diesem Sinne ist es gewiss kein Zufall, dass der älteste Insektenrest, ein von Brongniart bekannt gemachter Flügel aus dem an terrestren Organismen so außerordentlich armen unteren Silur, ja der älteste sichere Landtierrest überhaupt, den wir kennen, einem Tier angehört, der *Palaeoblattina Douvillei*, welches nach Brauer's competentem Urteile nicht nur ein Orthopteron, sondern ein Verwandter unserer gemeinen *Gryllotalpa* war. Diese ist aber eins der allertypischsten terricolen Insekten, da sie trotz ihrer Größe (— kleine verkriechen sich leichter —) ihr ganzes Dasein als Ei, Larve und Imago der Hauptsache nach unter der Oberfläche verbringt.

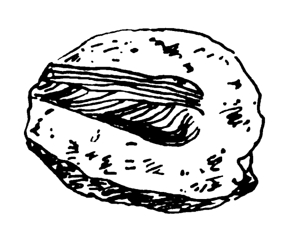


Fig. 97. *Palaeoblattina Douvillei.* (Aus Zittel.)

C. Muscicola und Humicola.

Der gemeine Mann fasst unter dem Begriff Moos vieles zusammen, was der Botaniker weit abtrennt; vor allem alle die niederen Kryptogamen, Nostochaceen, Conferven, Flechten u. dergl., Pflanzen, die allerdings in biologischer Hinsicht als Feuchtigkeitsansammler der Tierwelt als etwas gemeinsames gegenüberstehen. In dieser Hinsicht lässt sich vom Moos die Waldstreu wenig trennen, die auf der einen Seite eine Anzahl höherer, aber in dichten Genossenschaften stehender Gewächse birgt, Haiden, Gräser u. dergl., auf der anderen aus Laub und Nadeln sich zusammensetzt. Die letzteren geben bei ihrer hohen Hygroskopicität fast die bessere Anhäufung von porös lockerem Gefüge und gleichmäßigerer Durchfeuchtung. Von hier ist aber nur ein Schritt zum Humus, der wieder je nach seiner Zusammensetzung und Exposition ziemlich verschiedene Bedingungen bietet, die günstigsten vielleicht in dem losen Mulm am bewaldeten Bergeshange. Ihm reiht sich einseitig die Ausfüllungsmasse hohler Bäume an, der Mulm der Rinden u. s. w.

Die eigentlichen Moosrasen sind wiederum wesentlich wechselnd; die zarten Hepaticae, Jungermannien und ähnliche, die bei Trocknis am stärksten schrumpfen, haben nicht das Gleichmaß im biologischen Habitus, wie die Laubmoose; unter diesen aber sind gerade die größten und massigsten Ansammlungen, die der Sphagneen, in anderer Hinsicht dem Tierleben abhold. Ihre wasserhaltende Kraft ist so groß, dabei die Wasser- und Luftbewegung in ihren Polstern so gering, dass eine Stagnation eintritt, die zu Sauerstoffmangel zu führen scheint. Wenigstens würde die Kohle- oder Torfbildung nicht so stark vorschreiten können, wenn das Wasser reicher an Sauerstoff wäre; er würde zur Verbrennung des Kohlenstoffs verbraucht werden. Die Kohle also beeinflusst durch ihre reducierende Wirkung das Tierleben ungünstig. Vielleicht mehr für die eigentlichen Wassertiere ist es von Bedeutung, dass der Kalkgehalt des Moorwassers so verschieden ist; hoch bei den sogenannten Wiesenmooren, die zum guten Teil aus anderen Pflanzen, vorwiegend Monocotylen, sich zusammensetzen, ist er fast null bei den eigentlichen Hochmooren, bei denen die Sphagneen in den Vordergrund treten.

Zunächst ist es eine ganze Gesellschaft von Kleintieren, die als besondere Fauna seit geraumer Zeit das Interesse einer Reihe von Forschern, Dujardin, Ehrenberg, Leidy u. a., in Anspruch genommen hat und in neuerer Zeit wieder mit neuem Eifer studiert wurde. Greeff wandte durch viele Jahre dieser Fauna, die in der Erde, besonders an Wurzelfasern von Moosen, Gräsern, Farnen und manchen anderen Pflanzen, selbst unter und in Lebermoosen und Flechten, die in dünnen Lagen an Steinen, Mauern, Bäumen, auf Felsen, Hausdächern etc. sich angesiedelt hat, sein Augenmerk zu (150). Er rechnet zu ihr die von ihm genauer beschriebenen Rhizopoden, Rädertiere, Bärtierchen, Anguilluliden, Infusorien, selbst Naidinen, die er neuerdings

beobachtete, Milben, Poduren, auch eine Rhabdocöle, vermutlich aus der Familie der Vorticiden, aber noch nicht näher untersucht. Es berühren sich hier also echte Wassertiere mit echten Landtieren. Sie sind jedenfalls, wenigstens der Mehrzahl nach, sehr verbreitet. Welches Areal die Landrhizopoden beherrschen und wie sie sich dabei schlechtweg von allen klimatischen Einflüssen frei zu machen wissen, folgt aus Greeff's ausgebreiteten Erfahrungen; er wies dieselben Arten nach von Marburg, aus der Schweiz, Tirol, Italien, Portugal, von Madeira, von den canarischen Inseln, den Capverden, den Guineainseln, aus Nordamerika (Nevada) und Chile, so dass Tropen und Alpen gleicherweise bewohnt werden. Ihre Abhängigkeit von dem Wassergehalt des Wohnorts zeigen sie an ihrer Körpergröße, unter den dünnsten Flechten auf Steinen und Bäumen sind sie kleiner, als im Moos und in starken Erdrasen, unter Sedum u. dergl. Noch bedeutender wird die Differenz bei den Arten, die sowohl im Süßwasser als auf dem Lande leben; die aquatilen sind viel größer.

Wir finden zunächst verschiedene Amöben, *A. terricola* in ein- und vielkernigen Formen, die letzteren scheinen das End- oder Sporenstadium darzustellen. Maggi (151) giebt eine weitere Anzahl von Species an, *A. brachiata*, *diffluens*, *radiosa*, *polypodia* u. a.; sind vielleicht auch darunter, wenigstens zum Teil, verschiedene Stadien verborgen?

Imhof (284) zählt Infusorien aus den verschiedensten Ordnungen auf.

Besonders interessant sind die feinen Unterschiede, die Greeff, der sich bei der Schwierigkeit genauer Vergleichung und Statistik sehr vorsichtig ausdrückt, zwischen den Land- und Süßwasserrassen derselben Species zu finden glaubt. *Amphizonella violacea*, *Pseudochlamys patella* und *aculeata* mit doppelten Schalen haben zunächst allgemein guten Schutz. Bei der *Diplochlamys Leidyi* trägt die äußere Schale kleine Sandkörnchen. Bei *Arcella arenaria* scheint die Öffnung der Landrasse etwas enger zu sein als bei der des Süßwassers. Die *Difflugia globulosa* hat gewöhnlich die Schale grau gefärbt, wie im Wasser, oft aber lebhaft braun oder rotbraun; *Nebela collaris*, die nach Leidy eine hyaline und farblose Hülle hat, zeigt im Moosrasen der Wälder einen Hauch von hellbrauner oder gelber Färbung. »Zuweilen ist auch hier der ganze Plasmakörper mitsamt dem Nucleus, der aufgenommenen Nahrung etc. inmitten des Gehäuses kugelig zusammengezogen und von einer dicken, ebenfalls kugligen und dicht anliegenden Cyste umgeben, zu gleicher Zeit dann auch in der Regel die Schalenmündung mit einem, aus zusammengeklebten Fremdkörpern bestehenden Deckel verschlossen, ohne Zweifel eine Schutzmaßregel gegen Austrocknen etc.« Auch *Hyalosphenia elegans* giebt dem im Wasser hyalinen homogenen Gehäuse oft einen zarten Hauch hellbrauner Färbung. *Assulina seminulum* Leidy ist als Süßwasserform in Nordamerika häufig, bei uns selten, dafür aber bei uns häufig terrestrisch. *Assulina muscorum* Greeff aber ist eine echte, jedoch viel kleinere Landart. Ein gleiches gilt von *Trinema enchelys*, auch sie ist auf dem Lande kleiner, dabei stärker comprimiert,

und die Bauchseite, wie oft auch bei der *Assulina muscorum*, etwas abgeplattet. Dazu Leidy's *Gromia terricola* und manche andere Monothalamien.

Selbst von den zu den Radiolarien hinüberleitenden Heliozoen glaubt Greeff unter den Muscicolen Spuren gefunden zu haben.

Unscheinbar, aber deutlich sind die Züge, die Greeff als Anpassungen an das Landleben bei diesen Minutiosen herausgefunden hat, Verstärkung der Chitinhülle, Verengerung der Mündung, Deckelverschluss; selbst die Abnahme des Volums hängt vermutlich mit Wasserersparnis zusammen. (Die Abplattung würde unter die mechanischen Momente zu rechnen sein).

Auf jeden Fall sind aber diese Tiere nicht zufällige Landbewohner, die jeden Augenblick aus verschleppten Süßwasserarten sich entwickeln könnten; sondern selbst auf dieser niederen Stufe handelt es sich um langsame und allmähliche Naturzüchtung. Weder vermögen die Süßwasserrhizopoden dauernd auf dem Lande zu leben, noch die terrestren im Wasser, wiewohl Landrhizopoden eher eine Zeit lang im Wasser auszuhalten scheinen, als potamophile auf dem Lande, so dem biologischen Grundcharakter gerecht werdend.

Im Sommer vermögen diese Muscicolen auszutrocknen, im Winter unter Eis und Schnee auszuharren. Die Widerstandsfähigkeit gegen Frost ist erstaunlich. Im Uhrschälchen bei 15° R. Kälte eingefroren und langsam wieder aufgethaut, beleben sie sich von neuem; man wird, um gleich auf eine häufige Controverse hinzuweisen, bei diesem Experimente nicht zweifeln dürfen, dass das Plasma durch und durch gefroren war, gegenüber der oft gehörten Behauptung, dass Tiere nur dann aus gefrorenem Zustande wieder zu erwachen vermöchten, wenn die Erstarrung nicht durch und durch den Organismus ergriff. — Besonders widerstandsfähig, das Austrocknen jedenfalls Wochen und Monate überstehend, sind die Tardigraden, Anguilluliden und Rotatorien, aber auch diese Rhizopoden, *Amoeba terricola*, das Protoplasma in seiner einfachsten lebensfähigen Zusammensetzung, *Amphizonella violacea* wetteifern mit ihnen.

Besonders beweiskräftig sind Greeff's Gegenproben. Die gemeine *Amoeba proteus* aus dem Wasser stirbt beim Einfrieren sogleich, indem das Plasma platzt; sie verträgt weniger das Austrocknen, allerdings unter den etwas unnatürlichen Verhältnissen auf dem Objektträger, da sie im Freien Schutz in der Erde, zwischen Pflanzen findet u. s. w.

Mehr noch als die Rhizopoden, fordern die Moosinfusorien unser Erstaunen heraus, sie, die doch eigentlich nur auf das Wasserleben eingerichtet erscheinen. Maggi nennt *Cyclidium glaucoma*, je eine Species von *Amphileptus* und *Oxytricha* und *Chilodon cucullulus*. Das letztere Infusorium (Fig. 98) fällt durch seine geradezu außerordentliche biologische Amplitude auf, denn es bewohnt die verschiedensten Süßwasser und das Meer gleicherweise; fehlt nur noch, dass es als Schmarotzer gefunden wird, um ihm die größte Vielseitigkeit unter den Infusorien zu sichern.

Von den Rotatorien ist wohl *Philodina erythrophthalma* das

bescheidenste, da es mit dem Sande der Dächer vorlieb nimmt. *Limnias sphagnicola* Zacharias mag genannt werden als Bewohner der Hochmoore, allerdings in untergetauchten Torfmoosen. Der gemeine *Rotifer vulgaris* ist unter Moos auf allen Höhen Europas gefunden, auf der Spitze des Sidelhorns und der Tibia, ebenso aber in Nubien, auf dem Altai, auf dem Adams Pik auf Ceylon, auf Jamaica, in den Pampas am La Plata, eine Verbreitung, die zur Genüge die allerdings latente Anpassung an die Verschleppung, sowie die aktive an die geringsten Wasseransammlungen, und die enorme an die verschiedensten Klimate beleuchtet. Nicht vergessen dürfen wir Zelinka's *Callidina symbiotica* in den kleinen grünen Bechern an der Unterseite eines Lebermooses, das an der Wetterseite der Bäume gedeiht, *Frullania dilatata* (s. Einleitung C.). Uns kümmert sie nicht als Raumparasit, sondern als Landtier, oder doch als Wassertier in der denkbar kleinsten und verschmitztesten Wasseransammlung. Seine vom Entdecker constatierte Verbreitung in Deutschland, Österreich und Australien weist allein schon auf das hohe geologische Alter hin. Hudson fand das Tier in England, aber gerade an vertrockneten Stellen. Auch diese Art ist äußerst widerstandsfähig. Sie kann erfrieren und die Sommerhitze ertragen. Die kleine Öffnung der Wohnzelle hält in der Dürre das Wasser fest; und wenn auch dieses Minimum verdunstet, zieht es Kopf und Fuß ein, rundet sich zu einer Kugel und sondert eine Schleimhülle ab. Ein eingekapseltes Tier erträgt 55° C, sowie einen Aufenthalt von fünfzig Tagen in der trockenen dünnen Luft im Recipienten einer Luftpumpe, der durch Schwefelsäure noch die Feuchtigkeit möglichst entzogen wurde; eine hochgradige Adaption!

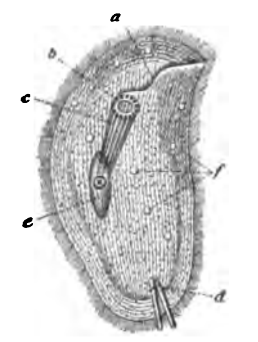


Fig. 98. *Chilodon cucullanus* 200/1.
a adorale Wimperzone.
b Mund.
c Schlund.
d After, aus dem unverdaute Nahrungsreste austreten.
e Kern.
f Vacuolen.
(Aus Leunis.)



Fig. 99. *Callidina symbiotica*. (Nach Zelinka.)

Von Nematoden mag die *Anguillula dryophila* genannt sein, mit etwas abweichender Anpassung. Wenn andere Anguilluliden der echten Moosfauna angehören, so fehlt dieses kaum jemals in dem *Leuconostoc Lagerheimii* Ludwig's (155), einem Schizomyceten, der hauptsächlich den Schleimfluss der Eichen verursacht. Die Gallertmasse, welche die kugligen, rosenkranzförmig verbundenen Pilzzellen absondern, giebt das erwünschte Substrat.

Naididen als seltene, echt potamophile Oligochätengruppe sind schon genannt (150). *Enchytraeus* fehlt nicht. Aber auch jene Lumbriciden sind hierher zu rechnen, die im Mulm unter der Rinde der

Waldbäume oft ziemlich hoch emporsteigen und daher als *Dendrobaena* bezeichnet werden. Sie leben aber ebenso im Moos und in der Waldstreu. Auch unsere gemeine *Dendrobaena rubida* ist weit verbreitet, zum mindesten circumpolar (Europa, Sibirien, Nordamerika). Die verbreitetste Landplanarie, die in Deutschland heimisch ist, *Rhynchodesmus terrestris*, fand ich bei Leipzig im feuchten Waldmulm zwischen verwesendem Laub, bei Schwarzburg in Thüringen im Moospolster, eine grössere schwarze und eine 2 bis 3 mal so große matt orangegelbe Art bei Oporto unter gleichen Bedingungen, unter einem Stein zwischen Hypnum im Walde. Alle die letztgenannten sind natürlich des Austrocknens nicht fähig, also biologisch mehr eingeengt. Umgekehrt treffen wir unter den Tracheaten die tracheenlosen Tardigraden, die langen Scheintod ertragen (nicht bloß als Eier). Ihre Amplitude ist wiederum sehr groß, *Arctiscon Milnei* im Moos und Sand der Dächer, *Macrobiotus Hufelandi* am häufigsten an gleichen, besonders sonnigen Stellen, nur eine von den fünf Arten der Gattung im Wasser, *Echiniscus* mit zwei Species, wovon die eine, *E. testudo*, im Moose der Dächer, die andere, *E. Sigismundi*, in der Gezeitenzone des Meeres lebt; also von dem besonnten Moosbüschel bis ins Süß- und Seewasser. Durch Spallanzani wurde das Eintrocknen und Wiederaufleben bekannt. Künstlich werden sie asphyktisch in ausgekochtem Wasser, dem man durch eine Ölschicht die Luftzufuhr abschneidet. Eigentümlich sind Plate's Ergebnisse (156). Nach ihm kann man sie sich leicht im Zustande der Asphyxie verschaffen, wenn man das Moos im Zimmer austrocknet und dann Wasser darauf gießt. Die zu kleinen Klümpchen eingetrockneten Tierchen fallen zu Boden und blähen sich auf, leben aber trotzdem noch. Sie erwachen nicht, ob man Sauerstoff durchleitet oder alle paar Tage das Wasser wechselt; wohl aber sobald man sie malträtiert, durch Rütteln u. s. w.; erst nach einigen Monaten gelingt es nicht mehr. Plate meint, beim Eintrocknen sei die molekulare Bewegung fast erloschen, und nennt das Aufblähen im Wasser den Zustand »starrer Asphyxie«; neue Bewegung erfolge erst auf gewaltsamen Molekularreiz hin. Ist in der Natur an solches Rütteln zu denken? besorgt es der Wind, der die getrockneten zugleich aussät? oder wirkt doch nicht die feuchte Luft?

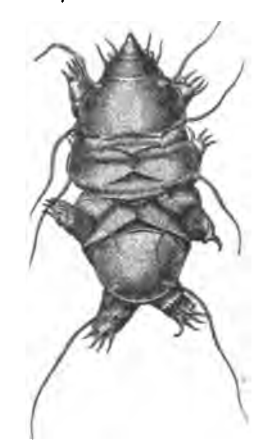


Fig. 100. *Echiniscus testudo.* 120/1. (Aus Leunis.)

An die Tardigraden, die man wohl Moosmilben genannt hat, reihen sich echte Moosmilben, Acarinen, die ganz besonders in den Moospolstern der Waldungen sich halten, die überall häufige kleine *Bdella arenaria*, die Oribatiden *Oribata ovalis*, *Damaeus*, die träge *Hermannia* (Fig. 101), *Gamasus crassipes*, *cervus*, *nemorensis*, *Trombidium fuliginosum*.

Die übrigen Spinnen haben viele Vertreter unter den Muscicolen, unter denen manche geradezu typisch sind. Die Pseudoscorpione

leben im Freien lediglich an Orten, die wir im weiteren Sinne hier zusammengefasst haben, *Obisium muscorum* der Wälder, *Chthonius* und *Chernes* am Boden und unter Rinde, *Chelifer*, seltener ebenso, häufiger als »Bücherscorpion« in der Dämmerung der Winkel in unseren Häusern. — Die Phalangiden beschränken sich zwar noch weniger, können aber vielfach hierher gerechnet werden, *Nemastoma* z. B. bevorzugt das feuchte Moos dunkler Waldplätze. Das minutiöse, kurzbeinige *Gibbocellum sudeticum* (157) vom böhmischen Riesengebirge ist wohl ein Rest



Fig. 101. *Hermannia crassipes* $^{30}/_{1}$. (Aus LEUNIS.)

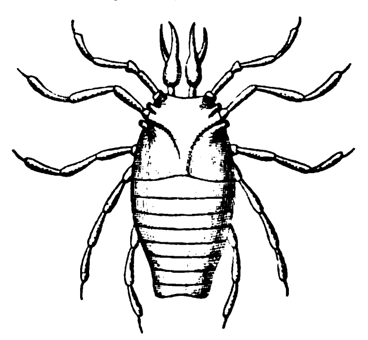


Fig. 102. *Gibbocellum sudeticum* $^{12}/_{1}$. (Aus LEUNIS.)

einer einst weit verbreiteten Moosfauna. — Für die Pseudoscorpione haben wir die Beweise, sowohl, dass sie seit lange ihren jetzigen Aufenthalt haben, denn sie kommen im Bernstein vor, — und dass sie zu den altertümlichsten Landtieren gehören, dem *Microlabis Sternbergi* aus der böhmischen Steinkohle, freilich 33 mm lang, ist *Chelifer* sehr ähnlich. — Echte Spinnen haben bekanntlich viele Vertreter im Walde; manchen aber begegnet man lediglich in der Streu- und Moosschicht, wo sie sich häuslich eingerichtet haben, *Trochosa terricola* ist zu jeder Jahreszeit munter, im Mai und Juni erfreut uns das Weibchen, wenn es den Cocon hütet. Die Nester mit den Jungen im Sommer gehören zu den nettesten Moosbildern. *Oxyptila horticola* und *atomaria* haben gleichen Aufenthalt unter Moos und Laub und sind ebenso im Winter zu treffen. Die Attiden oder Hüpfspinnen haben Vertreter bald unter Rinde, bald am Boden unter Steinen, bald, wie *Euophrys reticulatus*, an dunklen, nicht trockenen Waldstellen unter Steinen und Moos, die Clubionen vorwiegend unter Rinde u. s. w. Überhaupt kann man die Spinnen fast ganz zu dieser musci- und terricolen Fauna rechnen, mit Ausnahme derer, die, buntfarbig, auf Laub oder Blüten steigen, und derer, die freie Netze weben, vor Allem der Orbitelarien oder Radspinnen.

An die Feuchtigkeit sind in hohem Maße die Onisciden gebunden, und damit eben so häufig Mitglieder der Moosfauna; *Ligidium* wird man am meisten darunter finden, *Armadillidium* vorzugsweise im lockeren, tiefen Waldmulm, *Porcellio* und *Oniscus* in unserem Areal im weitesten Sinne. (*Ligia* an der Küste, s. o.).

Wenn die Asseln als Krebse uns ohne weiteres als Appendix der Wasserfauna entgegentreten, so fallen die Myriopoden als echte Landtiere, ohne eine einzige potamophile Form*), um so mehr ins Gewicht; streng terrester, und doch ans Feuchte gebunden. An die Moos- und Detritusdecke des Waldes, die Rindenschichten und dergl. sind gerade die kleinsten, originellsten gebunden, der zierliche *Polyxenus lagurus*, die noch kleineren *Pauropus*, die oft zu den Thysanuren gestellte *Scolopendrella*; als Übergangsformen zwischen Diplo- und Chilopoden nicht nur, sondern der Basis des größten Tracheatenstammes nahe stehend, erhalten sie um so höheren biologischen Wert. Aber auch die größeren Formen der echten Tausendfüße entfernen sich nur wenig aus diesem Bereich, höchstens Nachts. Selbst die langbeinige *Scutigera coleoptrata*, die Spinnenassel, in Südeuropa und dem weinbauenden Deutschland gewöhnlich in den Winkeln der Häuser verborgen und aufgejagt übereiligst davonhuschend, sie traf ich auf der Hauptazoreninsel S. Miguel ziemlich (1/4 Stunde) entfernt von menschlichen Wohnungen, auf steinig-moosigem Haideboden. Wenn *Geophilus* mit einigen kleineren mehr in die Erde geht, so befriedigen die übrigen ihr hohes Feuchtigkeitsbedürfnis vorwiegend im Bereiche der Moosfauna.

Bei der Fülle der Insekten gelingt es nur, einige allgemeine Züge festzuhalten. Da tritt denn vor allem die charakteristische niederste Ordnung der Thysanuren oder Apterygoten als ein typisches Glied derselben biologischen Gesellschaft auf. Wenn sich Podurenarten in die Gartenerde verirrten, *Lipura* in unseren Blumentöpfen im Frühjahr wimmelt, *Lepisma saccharina* die Schlupfwinkel unserer Häuser aufsucht, so bezeichnen sie schon die vorgedrungensten Vorposten auf fremdem Gebiete, das aber nahe daran grenzt. Manche finden ihre Rechnung direkt am Wasser, die Gletscherflöhe auf dem Eise, *Podura aquatica* direkt auf dem Wasser, immer aber in unmittelbarem Zusammenhange mit der feuchten Bodenfauna.

Pseudoneuropteren fehlen der Moosfauna fast ganz, ebenso sind wohl nur wenige Orthopteren herzurechnen. Die freilebende Schabe, *Ectobia livida*, im Gesträuch, bewahrt einen charakteristischen Zug darin, dass die ungeflügelten Weibchen unter Laub und Moos sich halten. Vielleicht kann man einige Forficuliden hierher stellen. An die Gletscherflöhe erinnert nach Gestalt und Lebensweise *Boreus hiemalis*, eine Panorpide, die auf schmelzendem Schnee und zwischen Moos umherhüpft. Von der verwandten *Sialis* ruht die Puppe im Moos am Fuße von Baumstämmen. Ein anderes Neuropteron, der auffallende *Ascalaphus macaronius*, der aus dem mediterranen Gebiet nach Süddeutschland hereinragt, hat zwar die Larvenform von *Myrmeleo*, aber nicht in Sandtrichtern, sondern zwischen Laub und Moos.

*) Höchst merkwürdig steht diesem Mangel an Süßwassermyriopoden der *Geophilus maritimus* vom Seestrande gegenüber. An der englischen Küste ist er selbst auf der untersten Grenze der Gezeitenzone gefunden, wo er nur alle zwei Wochen etwa auf zwei Tage mit der Luft in Berührung kommt (158).

Bei den Wanzen darf man vielleicht die Begrenzung nicht so eng nehmen; wenigstens bilden die mannigfachen, die an Baumstämmen, und zumal in deren Rindenritzen leben, eine natürliche Erweiterung des Moosgebietes. Hier finden wir die Rindenwanze, *Aradus*, *Phytocoris*, die Wiesenwanze, *Pachymerus*, und die bekannte Feuerwanze, *Pyrrhocoris*, besonders an Lindenstämmen, *Cymus claviculus*, die Keulenwanze unter Laub und auf Gras; — zwischen *Formica rufa* und ihr äußerst ähnlich, eine echte Mimicry, *Alydus calcaratus*, die Ameisenwanze; *Tetyra maura* und *Berytus tipularius*, die Schnakenwanze, im Laube unter Juniperus und Erica.

Von den Dipteren haben die Brachyceren nicht wenige Vertreter dahier: Sapromyza- und Cönosiaarten an feuchten Waldstellen, manche Maden in Pilzen, verwesendem Laube oder moderndem Holze, *Pachygaster*, *Xenomya*, *Xylophagus* u. s. w. Unter ähnlichen Bedingungen viele Nematocerenlarven, *Ctenophora*, *Pachyrhina*, *Trichocera*, *Limnophila*, *Limnobia*, *Mycetophila* u. s. w., vor allem der Sciaraarten nicht zu vergessen, deren Larven, durch Nahrungsmangel zum Wandern veranlasst, sich zum Verhüten des Vertrocknens zusammenhalten und als Heerwurm bekannt sind.

Die Lepidopteren suchen, wie in der Erde, so namentlich in der Moosdecke als Puppen massenhaft Schutz und Feuchtigkeit, mit Ausnahme der Rhopaloceren allein, aber auch Raupen überwintern hier, und viele Imagines suchen nicht nur ein Winterquartier, sondern wir finden zahlreiche Farbenanpassungen, die sie an und in die Waldstreu verweisen; ja viele Noctuinen und Bombyciden haben wohl hier ihre prägnantesten Schutzfarben entnommen, wie jedem Sammler bekannt ist. Könnte man wohl bezeichnendere Namen finden, als die der Eulen *Bryophila algae* und *lichenis*? Eine Kleinschmetterlingsgattung, die der Rüsselzünsler, *Crambus*, mit 80 europäischen Arten, verlebt ihre Jugend im Moos, wo die Raupe sich seidenartige Röhren anlegt.

Die Hymenopteren haben sich in diese Gesellschaft kaum hineingemengt, ihre biologische und öcologische Entwickelung scheint andere Pfade gegangen zu sein. Nur die Mooshummeln sind hier typisch, und manche suchen hier Winterverstecke.

Desto zahlreicher sind in unserem Gebiete die Käfer. Bei diesen ist eine Beziehung kaum zu umgehen, die später nähere Berücksichtigung finden soll, nämlich die Mycetophagie. Viele sind durch das Pilzmycel oder die Hüte der Basidiomyceten mit dem Waldboden verquickt, und nehmen mit den Baumschwämmen, *Polyporus* etc., ihren Weg vom Grunde weg. Andererseits haben manche von hier aus den Weg in die Ameisennester gefunden, als Myrmecophile, Pselaphiden, Nitiduliden, Colydiiden, Histeriden, Cryptophagiden. Überhaupt sind die Pentamera, zu denen diese gehören, hier am reichlichsten vertreten, Carabiden, Staphylinen, Silphiden, Trichopterygier, deren Larven von Poduren leben! Cucujiden mehr in der Rinde (*Silvanus* in Getreide und Reis), Byrrhiden, Dermestiden, dieser allerdings vielfach andere

ähnliche Orte, die durch Lichtmangel und Feuchtigkeit daran erinnern, aufsuchend. Von den biologisch meist verschiedenen Malacodermen (s. o. *Terricola*) liegt eine besondere Beziehung im *Telephorus* vor, dessen Larven als »Schneewürmer« an milden Wintertagen bisweilen massenhaft auf dem Schnee erscheinen. Auch die Malachiuslarven im Mulm gehören her. — Die Heteromera stellen besonders die Melanosomata. *Blaps*, *Tenebrio* und die vielen Verwandten sind im Freien auf Pilze und Moder angewiesen. — Die Cryptopentameriden weichen biologisch ein wenig ab, da die meisten bohrende Larven haben oder sonst andere Anpassungen (*Donacia*, Chrysomeliden); nur die Erotyliden, bei uns wenig vertreten, halten sich an Pilze. Ebenso sind unter den *Cryptotetramera* die Endomychiden oder Fungicolen hierher zu rechnen, während die Coccinellen bekanntlich sich anders verhalten.

Freilich kann eine solche cursorische Behandlung der Coleopteren nur sehr aus dem Gröbsten arbeiten, da bei dem außerordentlichen Umfange der meisten Familien die Öcologie vielfach auseinanderweicht, zumal bei geringem und deshalb anpassungsfähigem Körpervolum. Die Grundzüge sind vielleicht doch getroffen.

Schließlich die Weichtiere, von denen natürlich nur Schnecken in Betracht kommen können. Sie suchen hier wohl zunächst nur Feuchtigkeit. Doch mag im Verhältnis zum Moos speciell manche alte Beziehung vorliegen. Die Fauna entbehrt kaum einer größeren Gruppe. *Pupa muscorum* fällt zuerst in die Augen. Sie bildet mit *Helix hispida* und *Succinea oblonga* eine Trias, die für eine junge geologische Ablagerung, den Löß, als typisch gilt, freilich ist bei ihnen das Feuchtigkeitsbedürfnis herabgedrückt, insofern als ihnen auch trocknere Hänge genügen. Ihnen schließen sich einige ähnliche kleine an, *Vallonia pulchella*, *Fruticicola terrena* und *striata* und andere kleine *Helices* (378). Doch sind gerade diese nicht alle Bewohner der üppigen silvatischen Moospolster, sondern begnügen sich oft mit den spärlichen Rasen zwischen den Graswurzeln. Die meisten kleinen *Pupa*- und *Vertigo*-Arten verlangen die hohe Feuchtigkeit der Moos- und Humusdecke, *Cochlicopa lubrica* lebt nach Art der Lößschnecken, ein wenig feuchter. Zahlreiche Clausilien, von denen ebensoviele an die Felsen gehen, halten sich an der Wetterseite unter der Baumrinde. Die kleine *Caecilianella acicula* kann ebenso gut als terri- wie muscicol gelten (s. o.) Unsere einzige Auriculide, *Carychium minimum*, ist in hohem Maße feuchtigkeitsbedürftig und findet ihre Bedingungen in der modernden Bodendecke. So recht zur Moosfauna gehört unser kleinstes Prosobranchien- (Neurobranchien-) Genus *Acicula*. Selbst eine Branchiopneuste, eine Süßwasserlungenschnecke, mit ohrförmiger Schale, *Lantzia carinata*, lebt hoch auf den Bergen, zwar nicht bei uns, aber auf Réunion, 1200 m hoch, »dans les mousses« (54). Und die moosige Bodenschicht wird die Wohnstätte

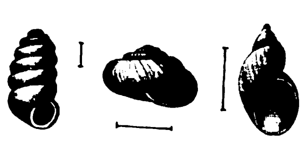


Fig. 103. Lößschnecken. *Pupa muscorum*. *Helix hispida*. *Succinea oblonga*. (Aus Neumayr.)

für die kleinen braunschaligen Helices, die sich am weitesten nach den Polen zu entfernen; »an der Südspitze Amerikas und auf den isolierten Inseln an der Grenze des südlichen Eismeeres finden wir nur noch einzelne ganz kleine braune Helixarten, ähnlich wie auf Grönland, so *H. saxatilis* und *lyrata* auf Feuerland, *H. Hookeri* auf der Kerguelen-insel, daselbst die einzige Art, aber zahlreich unter Steinen, Moos und den kleinen Rasen von Azorella bis zu 2000′ über dem Meere« (63). Hydrocänen und *Craspedosoma*, die meisten endemischen Buliminen u. a. waren auf den Azoren lediglich in den Moosbezügen der oberen Kraterregionen zu finden. Als muscicole Charakterschnecken aber müssen noch die Hyalinen und Vitrinen genannt werden, die man mit wenigen, Keller oder dichtes Gebüsch, Buxbaumhecken bewohnenden Arten in der Bodendecke der Wälder und moosreichen Wiesen sammelt. Von Nacktschnecken gehört hierher der kleine *Arion minimus*, der in vielen Varietäten nur hier zu treffen ist (an Pilzen), ebenso der *subfuscus* und der eben ausgeschlüpfte und so überwinternde *empiricorum*, von Limaciden die Jungen sämtlicher freilebenden Varietäten (ca 60—80) von *Limax maximus*; sodann *Limax tenellus*, und vom Walde vielfach bis auf die Felder ausstrahlend (oder umgekehrt?) *Agriolimax agrestis*, der Kosmopolit.

Einige allgemeine Bemerkungen über die Terri-, Humi- und Muscicolen.

In der Bodenfauna vereinigen sich, wie überall, verschiedene, nicht eben leicht zu sichtende Elemente. Manche der angeführten Tiere fallen wahrscheinlich unter den Gesichtspunkt nachträglicher, biologisch retrogressiver Anpassung oder Convergenz, wie die Testacelliden in der Erde, die indes von musci- oder humicolen Formen abzustammen scheinen, *Plutonia* von *Vitrina*, *Testacella-Daudebardia* von Hyalinen, Trigonochlamydinen von Limacinen. So bleiben sie wenigstens im allgemeinen Rahmen. Überhaupt bürgt wohl die Auswahl, die wir getroffen haben, indem wir uns vorwiegend auf die großen Gruppen, die Familien, beschränkten, für den palingenetischen Charakter dieser Fauna.

Somit haben wir es in der That im Großen und Ganzen mit den ersten Stufen der Landanpassung zu thun, für welche ein höheres Maß und Gleichmaß von Feuchtigkeit, das der Boden und der Wald bieten, Erfordernis ist; und solche werden wir noch in den nächsten Abschnitten zufügen müssen. Die Tropenwälder, die der eigentlichen Moosdecke entbehren, dafür aber eine um so höhere Feuchtigkeit bieten, geben zahlreiche Beispiele, in denen sich die Bodenfauna vermehrt oder auf die Bäume steigt, den Epiphyten parallel. Bezeichnend sind etwa die Bipalien und andere Landplanarien, von denen Strubell auf Java binnen kurzer Zeit mehrere Dutzend meist große Species auffand und die jetzt aus fast allen Tropenländern bekannt sind, die vielen Baumschnecken der Philippinen, die Landblutegel, die zur Plage werden können, die

Landkrabben, die Carabiden, die im ältesten Waldlande der Erde, Amazonien, die Bäume erklettern, eine biologische Erweiterung unseres Puppenräubers, *Calosoma sycophanta*, auf den Nadelholzbäumen, sodann ganz und gar tropisch die *Peripatus*-Arten.

Außer der Feuchtigkeit aber hat unser Gebiet noch zwei besondere biologische Eigentümlichkeiten, erstens das Gleichmaß der Temperatur, und zweitens deren Herabdrückung, welche dasselbe dem Höhenklima nähert.

Das Gleichmaß der Wärme tritt beim Walde so klar hervor wie beim Boden. Die Wärmecapacität des Waldes ist groß. Die Insolationserwärmung und nachherige Wiederausstrahlung vollzieht sich weniger schnell als bei irgend einer anderen Bodenbedeckung. Die Verdunstung der Blätter kühlt die Luft in den oberen Schichten am Tage ab, daher sie sich zu Boden senkt, wenn von dort in Folge der Besonnung warme Ströme aufsteigen. Umgekehrt in der Nacht. Im Winter liefert die Bodendecke und die ununterbrochene Zersetzung des Humus höhere Wärme. Daraus ergiebt sich die Anziehung, welche diese Decke auf viele Tiere ausübt für die Winterquartiere. Man findet stets unter dem Schnee im Walde ein reiches Tierleben.

Wichtiger aber scheint diese Abminderung der Saisonschwankungen für viele normale Bewohner. In der Erde sowohl wie im Waldesboden haben viele Larven namentlich einen mehrjährigen Entwickelungsturnus, da die bodenferneren einjährig sind, so die Engerlinge der Lamellicornier, die Larven der großen Cerambyciden und Uroceriden (s. den nächsten Abschnitt), in weiterem Anschluss die hier überwinternden Raupen wie von *Gastropacha rubi* u. a.

Die Ausgleichung der Wärme ist aber, eine Folge der Feuchtigkeit, mit einer Herabminderung derselben verbunden, und dadurch stellt sich dieses Gebiet den Gebirgshöhen in Parallele; diese genießen nicht nur den gleichen Vorzug größerer Niederschlagsmengen, sondern auch die Tagesschwankungen der Temperatur mindern sich, und die Nächte werden wärmer. Diese Faktoren aber scheinen den hohen Procentsatz von Gebirgsformen besonders unter den Muscicolen zu bedingen; solche sind die Poduren, Desorien, Hyalinen, Vitrinen (Pupen), Limaciden und die kleinen Waldarioniden (*A. minimus* und *subfuscus*). Diese Beziehung klärt auch den scheinbaren Widerspruch auf, der in dem saisonbeschränkten Auftreten und der vielfach einjährigen Lebensdauer vieler dieser Muscicolen liegt.

Ob man hieraus die weitere naheliegende Folgerung ziehen darf, dass ein guter Teil dieser Fauna seine Schöpfung als Landtiere alten Zeiten mit verminderter Temperatur (Glazialperioden) verdankt, das ist eine Frage, deren Bejahung vielleicht nahe liegt, z. B. für die Poduriden, die in heißen Ländern keineswegs Riesenformen entwickeln. Doch ist es zur Zeit jedenfalls noch unmöglich, hier über die allgemeinsten Mutmaßungen hinaus ins Einzelne einzutreten.

D. Riparia.

Eine andere Reihe von Tieren bethätigt ihre hohe Abhängigkeit von der Feuchtigkeit dadurch, dass sie die Ränder großer und kleiner Wasserbecken und -rinnsale nicht verlässt, oft sogar das Wasser, bez. dessen Oberfläche betritt. Es ist, als wenn diese Uferfauna ihre Schritte noch nicht weiter weg zu setzen wagte. Selbst viele Insekten, die als Imagines auf Gesträuchen leben, scheinen wie mit magischem Band an einen gewissen Umkreis des Mediums gebunden, in dem die Ahnen ihre Tage verbrachten; mögen auch manche wiederum durch Rückanpassung unter diese Genossenschaft geraten sein. Eine ganze Anzahl hat mit den Bürgern der vorigen Faunen wenigstens Gattungsgemeinschaft, manche Arten selbst finden wir wieder.

Die Berührung mit den Limicolen ist klar, es ist oft kaum die Grenze zu ziehen. *Prorhynchus* kann als Muster gelten.

Manche Schnecken sind mit der Moosfauna gemein, *Vertigo*-Arten, *Agriolimax laevis*, *Carychium minimum*, manche aber vorwiegend hier zu treffen, *Zonitoides nitidus*, die großen Succineen, also mit Ausnahme der *oblonga*, die auswandernden Basommatophoren, zumal *Limnaea truncatula*.

Besonders charakteristisch aber sind wiederum viele Insekten, oft familienweise. Unter den Carabiden haben sich am meisten die Cicindelen von solcher Abhängigkeit frei gemacht, wiewohl auch manche dieser zahlreichen »Sandläufer« den Aufenthalt an Flussufern lieben. Moritz Wagner (308) hat ein gutes Beispiel betont, wie eine Art direkt durch Entfernung von dem Flussufer sich gebildet hat. »*Tetracha carolina* und *geniculata* leben (in Venezuela) ganz so wie die asiatische *Megacephala euphratica* gesellig und ungemein häufig an den feuchtesten Stellen der sandigen Flussufer. Ein sehr nasser Standort ist den Käfern Bedürfnis. Auch während der Nacht, wo sie sich unter Steinen oder abgefallenen Baumästen verbergen, wählen sie nur Stellen, die vom Flusswasser stark befeuchtet sind. Nur höchst selten entfernen sie sich vom Uferrande landeinwärts.

Die Flüsse in Venezuela fließen teilweise durch Savannenstriche, wo sie im losen Tuffboden sich leicht einfurchen und tiefe Rinnsale mit hohen steilen Ufern graben. Durch zufällige Verirrung oder Verschleppung geraten einzelne Individuen dieser Art aus den oberen Flussgegenden auf den flachen wasserlosen Boden der nahen Savanne und können dann nicht mehr zurück, ohne an den senkrechten Ufern hinabzustürzen.« »Aus solchen hat sich die *Tetracha Lacordairei* und die var. *elongata* gebildet, länger, schmaler, gestreckter und von einer auffallend schwärzlichen Färbung der Flügeldecken, statt der glänzend grünen Stammart. Sie leben nicht gesellig, sondern einzeln unter Steinen und machen nur im Sonnenschein der Morgenstunden Jagd auf kleine Dipteren.« Ein prächtiges Beispiel direkter Umwandlung, auffallend zugleich wegen der Verfärbung, die man vielleicht eher umgekehrt erwarten sollte.

Die echten Carabiden vermeiden ganz trockne Orte. *Omophron* und *Elaphrus* halten sich an See- und Flussufern unter Steinen und Blättern, *Odacantha* am Wasser, *Demetrias* im Schilfrande, ähnlich *Bembidium*, *Dyschirius*, *Chlaenius*, *Amara*, *Stomis*, *Trechus*, *Loricera*, *Notiophilus* der »Strand«-, *Nebria* der »Damm«-läufer. *Broscus* unter Steinen in selbstgegrabenen Erdlöchern im Sande, etwas entfernter zwar, aber den Ursprung verratend. Die größeren *Carabus*-Arten, hydrophil wie sie sind, werden durch die ausgiebige Bewegung etwas mehr herumgeworfen. — Die Staphylinen verhalten sich ähnlich; nur ein paar Beispiele: *Paederus* und *Stenus* unter Steinen und Laub, besonders am fließenden Wasser, *Bledius* in selbstgegrabenen Löchern am Wasser, *Lesteva bicolor* in stehenden Gräben zwischen Wasserpflanzen. Im übrigen sind die Käfer unter der Uferfauna nicht besonders reich vertreten, manche Byrrhiden, vor allem die Parniden, die soweit gehen, dass sie, ohne schwimmen zu können, nicht nur am, sondern auch im Wasser leben, indem ihnen wahrscheinlich eine firnissartige Absonderung die Fähigkeit verleiht, Luft am Körper festzuhalten. Die Donacien, eine Chrysomelidengattung mit submersen Larven, haben wir früher erwähnt. Sonst mag noch *Scirtes*, der auf dem Schilf umherhüpft und von Coccinellen *Coccidula* auf Sumpfpflanzen genannt werden. Alle diese vereinzelten machen den Eindruck biologischer Rückwanderer.

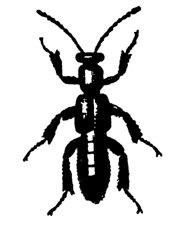


Fig. 104. *Paederus riparius* ³/₁. (Aus Leunis.)

Die Hymenopteren stellen hier, eine sehr beachtenswerte Thatsache, kaum einen einzigen Vertreter und die Lepidopteren nur sehr wenige, die genannten Nymphaliden und Schilfeulen, wenn auch manche Tagschmetterlinge sich in Masse als Imagines um Pfützen sammeln. Auch die Kommaeule, *Leucania comma*, birgt sich zur Verpuppung so gut in die Erde wie in Rohrstengel.

Desto mehr gehören die Dipteren hierher. Trotzdem dass uns Fliegen und Mücken beinahe überall umgeben, ist der Procentsatz derer, die an des Wassers Umgebung gebunden erscheinen, ein außerordentlich hoher, vielleicht bei den Nematoceren am höchsten. Die Culiciden (*Culex*, *Anopheles*, *Corethra*), die Chironomusarten in der Nähe von Gewässern an Hecken, im Walde; *Hydrobaenus lugubris* auf den Gewässern umhertanzend, ohne je zu fliegen, die Tipuliden (*Tipula*, »Bachmücke«), die Limnobiiden (»Sumpfmücken«); die Psychodiden oder Schmetterlingsmücken, alle bevorzugen feuchten Aufenthalt, wenn auch die letzteren zum Teil mehr an Aborten u. dergl. Die Simulien sind berüchtigte Riparier, namentlich durch die Columbaczer Kriebelmücke in den unteren Donaugegenden. Am freiesten machen sich vielleicht noch die Cecidomyien oder Gallmücken. — So vielseitig die Brachyceren sind, so viele bleiben im Bannkreis des Wassers, mindestens des Waldes, Waffenfliegen und Bremsen gleich als Familien, *Holopogon*, unter den Raubfliegen, *Atherix* unter den Schnepfenfliegen (am Ufer von

Bächen), genau so die meisten Empiden oder Tanzfliegen, *Pipunculus* unter den Bombyliiden; von den Langbeinfliegen sind die meisten in der Nähe des Wassers, *Gymnopternus*-Arten setzen sich gern spielend auf die Wasserfläche, die *Hydrophorus*-Arten laufen wie Schlittschuhläufer darüber hin. Selbst manche Syrphiden, sonst den Blüten hold, bleiben am Ufer, *Chrysogaster* auf Ranunkeln, *Melanostoma* gern auf Rohrbeständen. Die eigentlichen Musciden haben nicht so viele, aber doch immer eine Reihe Vertreter am Wasser, *Anthomyia pallida*, *Lispe*, *Helomyza*, *Tetanocera*, *Sapromyza*, *Loxocera*; *Ochthera* lauert mit erhobenen Vorderbeinen Mantisartig an den Rändern stehender, grasreicher Gewässer auf Beute, *Glossina morsitans*, die Tsetse, der äthiopische Rinderverwüster, schwindet erst mit der Abnahme des Waldes; sie führt schon weiter vom Wasser weg (vorausgesetzt, dass unter Tsetse eine bestimmte Art zu verstehen ist).

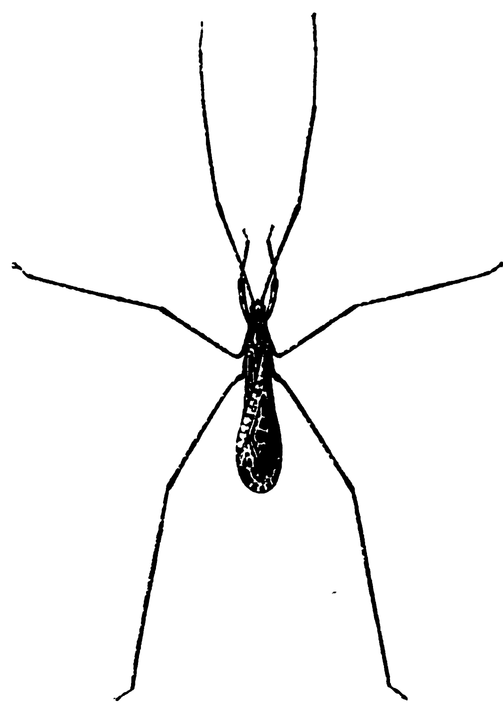


Fig. 105. *Gerris vagabundus*. $^4/_1$. (Aus Leunis.)

Die Wanzen, in Land- und Wasserwanzen geteilt, haben in den Wasserläufern (*Hydrodromici*) ihre verbindende Gruppe, von denen *Halobates* sich selbst auf das Meer gewagt hat. Nach beiderlei Gewässern hin bildet wieder die Uferwanze, *Salda*, eine Anknüpfung, auf dem Ufersande des Meeres und der Binnengewässer. Aus derselben Familie der Reduviiden fangen wir die Raubwanze, *Gerris vagabundus*, wohl an feuchten Brettern in Schwimmschulen, ihrem Speciesnamen, der sich hier mit dem Benehmen deckt, entsprechend, aber ebenso gut in Aphisgallen und Gängen und Wänden feuchter Häuser, durchweg wenigstens im Feuchten. — Die übrigen Rhynchoten, also der größere Teil, sind viel strengere Landbewohner; vielleicht mag man unsere Singzirpe, *Tettigonia viridis*, auf feuchten Wiesen an Binsen, oder vereinzelte Aphiden an Wasserpflanzen erwähnen.

Die Neuropteren haben vorwiegend eine Gattung am Wasser, *Sialis*, die Schlammfliegen. Von den Trichopteren oder Phryganiden entfernen sich auch die Imagines nicht weit von der Jugendstätte, ebenso bei den Pseudoneuropteren, den Perliden, Ephemeriden und Libellen.

Nur die letzteren haben vermöge der gewaltigen Flugkraft das Gebiet erweitert. Von den Orthopteren sind viele Acridier als Grashüpfer an feuchte Wiesen wenigstens gebunden, das Locustidengenus *Xiphidium* hält sich auf Schilf und Sumpfpflanzen, die Forficulide *Labidura riparia* ist typisch für den Rand des Meeres und der süßen Gewässer im Mediterrangebiet (auch auf den Azoren, Fayal, bewohnte, wie ich glaube, dieselbe Art den Seestrand). Die eisliebenden Poduren endlich lenken wieder zu den Muscicolen hinüber. — Ähnlich diesen verhalten sich viele Spinnen, und man kann wohl von den muscicolen Arten bis zur *Argyroneta* eine biologische Übergangsreihe feststellen. *Lycosa palustris* auf Torfmooren und sumpfigen Wiesen könnte etwa beginnen. Andere Lycosiden gehen weiter. *Ocyale mirabilis*, der Wassertreter, lebt am Uferrand, *Pirata*, die Wasserjäger, ebenso, laufen auch über das Wasser, *Dolomedes fimbriatus* wie diese, aber bei Verfolgung untertauchend. Von den Orbitelariern sind *Tetragnatha* und *Pachygnatha* in hohem Grade feuchtigkeitsbedürftig, von den Tubitelariern lebt *Clubiona holosericea* auf Wasserpflanzen an Teich- und Flussufern, *Thanatus oblongus* aber nicht nur hier, sondern auch am Meeresstrand. Man könnte eine besondere Abteilung machen von Ripariern am Meere. Die Salzkäfer würden hergehören, Wanzen und Dipteren sind schon mit genannt, ebenso unter den Asseln *Ligidium*. Besonderes Interesse erheischen vielleicht einige Microorthopteren, *Xenylla*, *Lipura* und *Machilis*, alle drei von ihrem Aufenthalte den Artnamen *maritima* führend.

E. Stercoricola.

In vielen Fällen deutet der Aufenthalt in verwesenden Pflanzen- und Tierstoffen oder Excrementen ein ererbtes Feuchtigkeitsbedürfnis an, in sehr vielen anderen aber liegen nachträgliche Anpassungen vor, die uns oft als wunderliche Geschmacksrichtungen anmuten. Da manche Fliegen von Aaspflanzen angezogen werden, kann man nicht immer entscheiden, ob ihre oder der Verwandten saprophile Lebensweise die ursprüngliche oder die secundär erworbene ist. Unsere größte Blumenfliege, *Anthomyia lardaria* hält sich als Imago ebenso auf Blüten wie Excrementen; merkwürdig, und vielleicht doch auf gewisser, unserer Nase freilich nicht wahrnehmbarer chemischer Verwandtschaft der Geruchsstoffe beruhend (— in vielen Fällen ist an Trimethylamin, den Charakterstoff der Heringslake zu denken*) —) ist die Vorliebe der *Limenitis* für menschliche Excremente; die Ernährung von *Cetonien* in Afrika, dem Lande der Wiederkäuer, von deren Mist als echte Coprophagen kann ebenso auf eine derartige Ähnlichkeit hinauslaufen als auf einen Rück-

*) Hier liegen sicherlich noch viele chemische Beziehungen zu Grunde, die bisweilen dadurch verdeckt werden, dass manche Stoffe nur in gewisser starker Verdünnung unserer Nase angenehm sind. Bemerkt kann werden, dass Hundeharn nach Veilchen riecht und die frische Ausleerung eben ausgekrochener Kohlweißlinge nach Jasminblüten (159).



schlag in die Lebensweise, welche die nächststehenden Mistkäfer noch führen. Andererseits sind von denselben coprophagen Lamellicorniern manche biologische Abweichungen bekannt, die HAHN z. T. zusammengestellt hat (160). Die *Phanaeus*-Arten werden in Südamerika (das früher an großen herbivoren Säugern reich war) zu echten Aaskäfern, nach Art der Necrophoriden, und einer, *Ph. Midas*, hat sich lediglich auf Schlangenleichen spezialisiert. Das deutet aber auf den nur graduellen Unterschied zwischen Mist- und Aasbewohnern hin. Umgekehrt lebt unter den Geotrupiden *Lethrus* von Pflanzenteilen, die er abschneidet und in unterirdischen Gängen zur Verwesung bringt (*L. cephalotes* als Schädling der Reben). — Wenn unsere Milben z. T. auf und von abgestorbenen Stoffen leben und *Glyciphagus* bisweilen in unseren Sammlungen sich unnütz macht, so ist das allerdings kaum ein atavistischer Zug, ebenso wenig als der Aufenthalt der Eier und Embryonen von Darmschmarotzern, Nematoden und Taenien, im Mist. Und dass Schnecken Aas angehen, wie die meisten unserer Nacktschnecken, hat vielleicht eine atavistische Bedeutung, führt aber kaum in einem Falle zum wirklichen Aufenthalt innerhalb putrider Massen. Wir müssen gelegentlich der Nahrung darauf zurückkommen.

Trotz aller dieser Sonderanpassungen giebt es aber eine Menge von Wirbellosen, deren stercoricole Lebensweise als ursprünglich, bez. in Folge niederer Adaption an das Landleben und entsprechend hohen Feuchtigkeitsbedürfnisses erworben anzusehen ist.

Die Infusorien zeigen den Weg vom Süßwasser an, sie sind früher besprochen.

Unter den Oligochäten scheut *Nais elinguis* Schmutzwasser und stinkende Fabrikabflüsse nicht. *Pachydrilus Pagenstecheri* bewohnt Rinnsteine und ähnliche Orte, *Enchytraeus humicultor* ammoniakhaltige Lokalitäten, (die Gattung hat eine sehr große Amplitude und ist selbst in hohem Grade euryhalin), *Lumbricus foetidus* hat den Namen vom Aufenthalt im Mist. Eine besonders starke Beeinflussung zeigt der kleine (6 mm lange) weiße *Stercutus niveus* Michaelsen in Fischdünger (161). Die leichte und fast vollständige Verdaulichkeit der Nahrung hat den Darmkanal stark umgemodelt. »Normal gebildet ist nur der Munddarm und Schlund. Das Epithel des Magendarmes hat sich in ein unregelmäßiges, das ganze Lumen durchsetzendes Zellgerüst aufgelöst. Der Enddarm ist in einen compakten Zellstrang verwandelt und der After nur als grubenförmige Einsenkung erkennbar. Der eigentliche Darm (ohne den Chloragogenzellenbelag) erreicht im Querschnitt nur $^1/_{10}$ des Körperdurchmessers (sonst $^1/_4$—$^1/_2$).« Die Umwandlung erinnert an *Mermis*, bei der im erwachsenen Zustande der hintere, und an *Gordius*, bei dem der vordere Darmabschnitt verkümmert, beide Male als Folge von Parasitismus. Diesen beiden gegenüber ist *Stercutus* um so interessanter dadurch, dass er, nachdem er zwei Jahre in humusreicher Gartenerde gelebt hatte, wieder einen continuierlichen Darm besaß und erdige Faeces aus dem After entleerte (MICHAELSEN).

Neuerdings ist selbst durch Vejdovský eine minimale Landplanarie in böhmischen Dunghaufen aufgefunden, *Microplana humicola* (330).

Bei Spinnen scheint solche Lebensweise nicht vorzukommen. Von Chilopoden hält sich *Julus foetidus* gern unter tierischen Excrementen auf.

Ein Heer stellen wieder die Insekten, aber mit großer Beschränkung. Bei weitem die meisten Ordnungen halten sich frei, nur die Coleopteren und Dipteren haben viele Aas- und Mistfresser. Bei den Dipteren kreuzt sich die Beziehung mit dem System so stark, dass die stercoricole Lebensweise Mitglieder sehr vieler, wohl der meisten Familien ergreift, unter den Käfern sind ihr namentlich die Pentamera anheim gefallen, viel weniger die Heteromera, wohl gar nicht Cryptopentamera und Cryptotetramera, sodass hier Biologie und Systematik parallel gehen.

Zunächst sind es viele Staphyliniden, die von Dünger und Aas leben, — *Staphylinus*, *Aleochara*, *Ocypus*, *Philonthus*, *Xantholinus* u. a. Sie sind ebenso vielseitig (in Pilzen, morschem Holz, bei Ameisen u. s. w.) wie die Histeriden (*Hister*, »*Saprinus*«). Bei den Silphiden überwiegt die Vorliebe für tierische Reste die für verwesende Pflanzen, letztere ziehen mehr die kleinen Formen an (*Anisotoma*, *Agathidium*, *Scydmaeus*). Diese berühren sich direkt mit den humicolen und muscicolen, ähnlich die Nitiduliden (*Nitidula* auch an toten Tieren). Manche, wie die Cryptophagiden, bevorzugen zwar lebende Pflanzen, schicken aber ebenso Vertreter zum Moderschmause (*Lathridius* . .). Unter den Heteromeren sind vielleicht die Larven mancher Melanosomen (*Blaps* u. a.), die in Moder sich aufhalten, unter die Dungkäfer zu rechnen, denen das Feuchtigkeitsbedürfnis den Wohnort vorschreibt. Bei den coprophagen Lamellicorniern sind der unterirdische Aufenthalt der meisten Engerlinge und deren Pflanzennahrung die gemeinsamen Ursachen; dass sie auch Aaskäfer werden können, wurde vorhin erwähnt (*Phanaeus*). Endlich reiht sich hier noch eine Anzahl meist kleiner Formen an, die Trocknis nicht eben meiden, aber, von allerlei Abfällen lebend, auch tierische Reste angehen, Häute, Mumien u. dergl., *Anthrenus*, *Ptinus*, *Dermestes*, *Attagenus* u. a.

Die Nematoceren unter den Zweiflüglern haben sehr viele, wie die Sciaren, die von und in verwesenden Pflanzenstoffen leben (s. o. Muscicola). Der eigentlichen Dungfauna gehören verschiedene an, die vielseitigen Chironomiden fehlen auch hier nicht (*Ch.* »*stercorarius*« u. a.), *Psychoda* im Kuhdünger, *Scatopse,* die »Dungmücke«, in Kloaken und Menschenkot. Bei vielen leben nur die Larven von den Excrementen, bei anderen auch die Imagines. Den Übergang bilden wieder die faulenden Pflanzenstoffe. In diesen hausen zahlreiche Brachyceren, manche Stratiomyiden (*Ephippium, Pachygaster*, Anthomyien), *Eristalis* ist auf der ganzen Leiter von hier bis zum Kot zu Hause. Eigentliche Dungbewohner und -fresser sind *Xylota*, *Stomoxys calcitrans*, *Musca domestica* und *caesar*, *Anthomyia scalaris*, *Scatophaga*, die »Dungfliege«, *Sepsis cylindrica*, *Borborus*, die »Düngerfliege«. *Musca vomitoria* und *Sarcophaga* sind Beispiele von Aasfressern; wie die erstere den Käse nicht scheut, so bevorzugt ihn die »Käsemade« *Piophila,* die ebenso auch Fett angeht.

F. Tubicola.

Das Meer und die Binnengewässer haben vielleicht kaum weniger Röhrenbewohner, als das Land. Dennoch stellt sich bald ein grundsätzlicher Unterschied heraus. Rechnet man von den Potamophilen die Phryganiden als Insekten dem Lande zu, dann sind alle die Tubicolen des Meeres und Süßwassers, die Anneliden, die bohrenden Muscheln, die Schnecken, die sich im Schlamm eingraben, die mancherlei bohrenden Krebse, die Echiniden, Actinien etc. von gleichen Gewohnheiten im ausgebildeten Zustande mit irgend welcher Schutzhülle versehen, sei es durch ein selbstgefertigtes Gehäuse, sei es durch die Unterlage, in der sie ihre Gänge haben. Gerade umgekehrt auf dem Lande. Hier sind es nur die jenen sich anschließenden Lumbriciden und vereinzelte Insekten, die auch als erwachsene wenigstens meist unterirdisch hausen wie die *Gryllotalpa* oder die vierlungigen Spinnen in ihren ausgesponnenen Erdlöchern, — nur diese, bei denen wir die fortpflanzungsfähigen in schützenden Gängen antreffen, und durchweg, mit Ausnahme der Regenwürmer, sie zeitweilig verlassend; und selbst diese sind nicht streng daran gebunden. Bei weitem die meisten, fast alle schlechthin, sind nur in der Jugend tubicol, und das gilt namentlich von denen, welche sich selbst schützende Gehäuse bauen. Daraus scheint hervorzugehen, dass es bei allen solchen Hüllen nicht in erster Linie um Schutzmittel oder Jagdmasken sich handelt, die oft genug natürlich dadurch mit erreicht werden, sondern um eine alte Beziehung der Jugendformen bez. der ältesten Landbewohner zur Feuchtigkeit. Erst die mancherlei Umbildungen, die im Laufe der Zeit erworben wurden und die uns die gegenwärtigen Geschöpfe im fertigen Zustande vorführen, haben die Tiere zum freien Aufenthalt in der Atmosphäre befähigt.




Fig. 106. Erdwohnungen von Minierspinnen aus Venezuela, links ein Deckel. (Nach Simon.)

Wie eben angedeutet, führen von der Oberfläche aus zwei Wege zu Röhren, entweder das Tier dringt in die Unterlage ein und gräbt sich Gänge, oder es bleibt außerhalb und baut sich eine Schutzhülle, wir unterscheiden also die Terebrantia und die eigentlichen Tubicolen. Die Lumbriciden, welche ihre Gänge mit Schleim und Kot auskleiden, stehen vielleicht in der Mitte, und ebenso härten oder glätten sicherlich viele Bohrende zugleich die Wände ihrer Gänge mit ihren Ausschei-

dungen, wie die Tapezierspinnen, von denen Simon unausgesetzt neue Beispiele aufdeckt (162).

Dass bei den Tubitelarien die Beziehung zur Feuchtigkeit mit ins Spiel kommt, ist zum mindesten wahrscheinlich, wenigstens hält sich die Spinne regelrecht im Gange auf, den sie nach einer schattigen Stelle hinleitet.

Die Insekten haben wieder massenhafte tubicole Mitglieder. Alle die in der Erde lebenden wären zunächst herzuzählen, die terricolen und die Riparier, die sich ihre Löcher selbst graben; die Coprophagen als Gräber wie die Gryllotalpen mit ihren vorderen Schaufelfüßen gehören auch zu den wenigen Kerfen, die als Imagines die längste Zeit in den Röhren zubringen. Sonst ist es vorwiegend die Larve oder Puppe.

Unter den Coleopteren sind die Pentameren hauptsächlich als terricole Röhrenbewohner (Lamellicornien, Elateriden); viele Staphylinen im faulen Holz und in Pilzen, *Eros* in modernden Stämmen, ähnlich die *Malachius*-Larven; *Dasytes* und *Byturus* in Himbeeren und anderen Früchten.

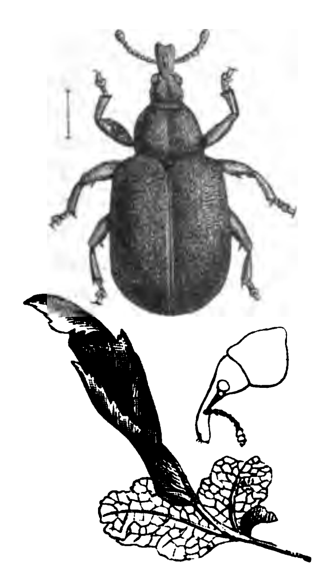


Fig. 107. *Rhynchites betuleti*, stahlblauer Rebenstecher. (Aus Hayek.)

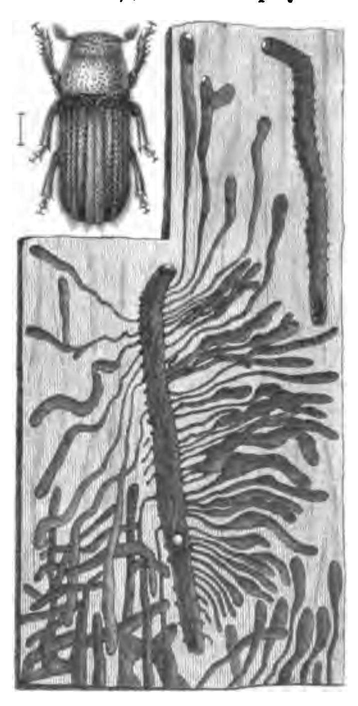


Fig. 108. *Hylesinus piniperda*. 1/2. (Nach Eckstein.)

Auch die Familien der Xylophagen, *Ptinus*, *Anobium*, *Cis* (in Pilzen), *Ptilinus* u. s. w. haben viele bohrende, aber doch von sehr wechselnder Lebensweise. Die meisten Cryptopentamera dagegen haben bohrende Larven, sie sind die eigentlichen Terebrantia, die Bruchiden oder Samenkäfer, die Curculioniden, Cerambyciden und Bostrychiden; von diesen sind die Borkenkäfer am typischsten, da sie auch als Imagines die Minier- und Brutgänge anlegen zur Eiablage; die Rüsselkäfer

aber erklären die Bedeutung des tubicolen Aufenthaltes, denn viele, wie der Haseldickkopf, *Apoderus coryli*, *Rhynchites betuleti* (Fig. 107), der Rebenstecher, *Rh. populi*, der Pappelstecher etc., drehen für ihre Eier und Larven die Blätter zu schützenden Wickeln zusammen.

Die Hymenopteren sind vielleicht ursprünglich im wesentlichen tubicol. Die Grabwespen u. dergl. sind bereits bei den terricolen genannt. Die Ameisen ähnlich. Die Zellen der Bienenwaben haben vielleicht gleichen Ursprung. Vor allem aber gehören die Cynipiden und die Uroceriden hierher. Nur die Tenthrediniden haben die Beziehung zumeist aufgegeben, schützen aber dafür in der Regel ihre Puppen durch ein Gespinnst oder bergen sie in die Erde. Doch giebt es auch noch bohrende, *Monophatnus*, in den Spitzen der Rosentriebe, *Emphytus*, der sich zur Verpuppung ins Mark vergräbt u. s. w. Die übrigen leben parasitisch; es ist aber nicht unwahrscheinlich, dass sich ihr Schmarotzertum aus der tubicolen Lebensweise entwickelt hat.

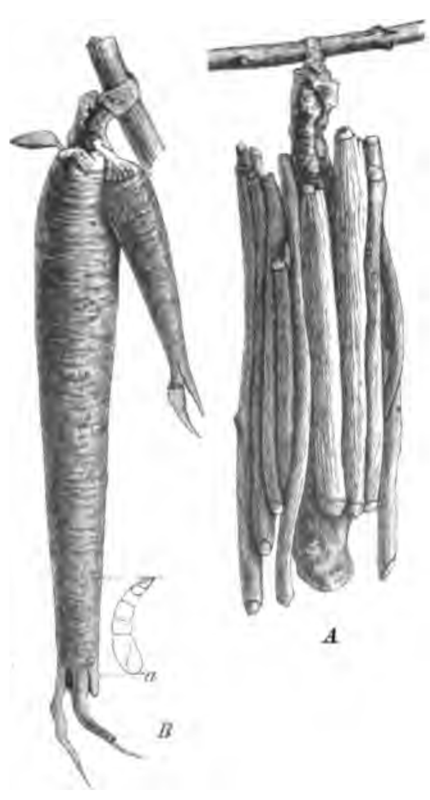


Fig. 109. Neotropische Psychidengespinnste. Links eine Gruppe. *a* die Puppe. *A* mit Holzstückchen. Nat. Gr. (Original.)

Bei den Lepidopteren sind es namentlich die kleinen Mottenraupen, deren Zartheit den Trockenschutz erheischt. Man kann beinahe dem System folgen. Die kleinen Gracilarien z. B. minieren anfänglich die Blätter, später, wenn sie zwischen den Epidermschichten nicht mehr Platz haben, rollen sie sich die Blätter zusammen. Die Coleophoriden leben ebenfalls anfangs minierend, später in Säckchen an der Unterseite des Laubes. Unsere Tineen und Tineolen, die Kleider-, Pilz-, Papiermotten leben durchweg in gesponnenen Röhren, *Tinea granella*, der Kornwurm, spinnt sich die Getreidekörner zusammen, die er ausfrisst. Die Solenobien so gut wie die Tortricinen führen den Namen von den Gehäusen, die sich die letzteren aus Blättern (oder in den Früchten, Äpfeln, Steinobst u. s. w. selbst), die ersteren lediglich aus ihrem Secret herstellen. Die Solenobien, an Baumstämmen und namentlich an Felsen, wo sie den Flechten nachgehen, scheinen des Schutzes besonders bedürftig, und in der That sind ihre zähen Hüllen sehr geeignet, Trocknis zu hindern. Die Pyraliden, Fett-, Obst- und Wachszünsler, *Aglossa*, *Phycis*, *Crambus*,

Galleria, alle leben in seidenen Röhrchen. Die Psychinen oder Sackspinner sind als größere Formen berühmt. Die abgebildeten neotropischen Formen danke ich Herrn Dr. Rey. Die Sesien, Cossinen und Hepialinen, die man als Xylotropha zusammenzufassen pflegt, sind so gut wie die Schilfeulen bohrende Tubicolen geworden. Das dichte Gespinnst, das unter den Tineen die Hyponomeuten gemeinsam für ihre Raupenzeit herstellen, erinnert an das Jugendgespinnst vieler Macrolepidopteren, des Ringelspinners, Baumweißlings etc., das für mehr oder weniger lange Zeit die Geschwister aufnimmt, wohl ein altes Erbstück; am besten differenziert ist das Nest der Processionsspinnerraupen, die es regelmäßig durch eine besondere Öffnung verlassen.

Hierzu kommen die zahlreichen Puppengespinnste, bald nur aus Seide, bald unter Zuhilfenahme von Fremdkörpern hergestellt. Es ist wohl nicht ohne Bedeutung, dass unter den Rhopaloceren die Hesperiden, die in ihrem Habitus noch am meisten an die Nachtschmetterlinge erinnern, ihre Puppen noch mit einem Gespinnst umgeben, gegenüber dem Gürtel, jenem haltenden Gespinnstrudiment der echten Tagfalter.

Die Dipteren haben ihrem biologischen Reichtum gemäß natürlich eine Menge tubicole, vor allem *terebrantia*. Sargusmaden in Rüben, *Merodon* in Zwiebeln, *Cheilonia* in Pilzen und Pflanzenstengeln, *Ocyptera brassicaria* in Brassicawurzeln, unter den Anthomyien die Schalotten-, Wurzelfliege u. a., *Trypeta* die Bohrfliegen, *Lipara*, die Cigarrenfliege in Phragmites, *Chlorops*, die Halm-, Korn-, Gerstenfliege, die Blattminierer, *Agro-* und *Phytomyza*, *Psila* »*rosae*«, die Möhrenfliege gleich in Gesellschaft die Daucuswurzeln zernagend und kanalisierend. So die Brachyceren. Die Mücken haben, weniger vagant, im wesentlichen ihrem Feuchtigkeitsbedürfnis entsprechend, zwei Familien mit solcher Lebensweise erzeugt, die Cecidomyien in Pflanzen und — die Simulien im Wasser.

Diese letzteren, wohl die einzigen echten tubicolen Dipteren, bilden mit den Phryganiden die merkwürdige Ausnahme von röhrenbewohnenden potamophilen Insektenlarven. Sollte das Gehäuse nicht auf dem Lande aus besonders hohem Feuchtigkeitsbedürfnis erworben sein, das dann wieder, bei einer klimatischen Veränderung des ursprünglichen Wohnortes, zur Rückwanderung ins Wasser aufforderte! Dort würde es dann einen Funktionswechsel durchgemacht haben und nur noch als mechanischer Schutz oder Maske dienen.

Noch sind von niederen Kerfen vielleicht manche Poduren zu nennen, die in faulem Holze hausen, die den Psociden verwandten Embiden der Tropen, die einzeln unter Steinen in je einem, nach jeder Häutung erneuerten Gespinnst leben, oder die Termiten, oder die Aphiden, die Gallen erzeugen.

Diese letzteren weisen noch einen anderen Schutz auf, den man vielleicht unter denselben Gesichtspunkt subsumieren kann, die Bedeckung mit allerlei wachsartigen, wolligen Hautsekreten, *Pemphigus*, die »Woll«-Laus, *Psylla*-Larven mit Puder und Flocken u. s. w., viele Cocciden. Unter den Homopteren liefert der starke »Reif« der ostindischen

Flata limbata das weiße Chinawachs des Handels. *Aphrophora*, die »Schaumzirpe«, lässt die Bedeutung ihres Ursprunges am klarsten hervortreten.

Endlich aber sind solche Schutzdecken noch auf verschiedene Weise gebildet, die Reduviuslarven bedecken sich mit Staub und Kehricht (ähnlich wie die Oribatiden oder Moosmilben Erdklümpchen auf dem Rücken tragen, blattlausjagende Netzflüglerlarven sind wohl ganz unter einem Rückenüberzug von ihren ausgesaugten Beutetieren geborgen, die Larven der *Lema*-Arten, Lilienhähnchen u. a., und der Cossiden bedecken sich mit ihrem eigenen Kot, auch Tenthredinidenlarven leben in Kotsäcken, und *Clythra*, welche ihre Puppe ganz und gar in ein solches Kotgehäuse einhüllt, beweist, dass auch auf diese Weise eine tubicole Form gebildet werden kann.



Fig. 110. *Clythra quadripunctata.* Daneben die vergrösserte Larve im Gehäuse. (Nach BREHM.)

G. Nocturna.

Bei den Wirbellosen scheinen sich nächtliche Lebensweise und Feuchtigkeitsbedürfnis zu decken. Am klarsten wird es bei den Schnecken, namentlich im Mediterrangebiet, da wo die pflanzengeographischen Areale der Mesothermen und der Xerophilen in einander greifen. Die meisten Landschnecken, deren Entwickelung sich nicht geradezu auf die nasse Jahreszeit beschränkt, werden hier nächtliche Tiere, die aber zur Zeit genügender Niederschläge auch am Tage sich regen. Ganz ähnlich bei uns, nur nicht so allgemein; besonders die Nackten gehen nur, so lange kein Regenwetter herrscht, mit einbrechender Dämmerung aus ihren Verstecken heraus und verkriechen sich, sobald sie von den ersten Sonnenstrahlen getroffen werden.

Bei sehr vielen anderen, die an Stelle richtig nassen Bodens mehr eine gleichmäßig mit Wasserdampf gesättigte Luft bevorzugen, wird die Scheidung schärfer, und, Hand in Hand mit der Entwickelung der Augen, entsteht eine wirkliche Lichtscheu; sie sind in Wirklichkeit nur an gewisse mäßige Helligkeit gerade angepasst und werden dann z. gr. Teile, wenigstens wenn sie als Flieger stärkerer Ortsbewegung fähig sind, durch grellere künstliche Lichtquellen (in hypnotischem Zustande) gewaltsam angezogen. Es scheint in der That, dass diese Wirkung einer Lampe einzig und allein die fliegenden Insekten, und zwar nur die mit intensiver Fluggewöhnung, ergreift. Alle übrigen werden von stärkerer Beleuchtung abgestoßen, und der augenlose Regenwurm ist wegen der Lichtempfindlichkeit seiner vorderen, dem Hirn nahen Leibessegmente bekannt genug (163).

Naturgemäß werden wir die Lichtscheuen, die man in Crepuscularia und Nocturna gliedern kann, unter den Mitgliedern der im Vorhergehenden geschilderten Tiergenossenschaften finden. Und so scheint es in der That, als ob die Anpassung an das grellere direkte Sonnenlicht, gegenüber dem schwächeren diffusen im Wasser, nur sehr allmählich erfolgen konnte.

Somit gehen auf der unteren Stufe des Landlebens die beiden Faktoren der Beleuchtung und des verschiedenen Feuchtigkeitsgehaltes neben einander her; nur wird dadurch, dass infolge der physikalischen Verquickung des Lichtes mit der Wärme die lichtarme Nachtzeit ein höheres Gleichmaß von Luftfeuchtigkeit besitzt, die Accommodation an das direkte Sonnenlicht verlangsamt oder sogar in das Gegenteil umgewandelt. Nur so ist es wohl zu erklären, dass alle die niederen und ursprünglicheren Landtierformen vorwiegend nächtlicher Lebensweise huldigen, mögen ihre Verwandten im Wasser auch Tagtiere sein. Am schärfsten zeigen das wohl die Krebse, denn es scheint, dass alle Landkruster, die Gecarcinen, *Birgus* und *Coenobita*, so gut wie unsere Asseln nocturn sind, im Gegensatz zu den meisten ihrer Verwandten im Wasser. Die nächtliche Feuchtigkeit hat ihnen die Lichtscheu angezüchtet.

In vielen Fällen sind wir über die Lebensweise, die hier in Frage kommt, wenig unterrichtet. Nächtliche Beobachtungen haben ihre Schwierigkeiten; und selbst die negative Methode, die am Tage ruhenden als Nachttiere zu betrachten, hat wegen der Fangmethoden (Klopfen, Kätschern und dergl.) und des damit verbundenen Aufscheuchens manche Fehlerquellen an sich. Immerhin ist ein allgemeines Urteil wenigstens erlaubt.

In erster Linie sind alle Tiere, die leuchten können, nocturn, namentlich wenn sie besondere Leuchtorgane haben, weniger sicher, wenn ihre ganze Oberfläche, vielleicht infolge eines Secretes, das für Bacillen einen guten Nährboden abgiebt, phosphoresciert. Wir wissen wenig genug darüber. Nur das steht fest, dass kein Bewohner des Süßwassers leuchtet, während umgekehrt im Meere nur spärliche Gruppen sich an der wundervollen Illumination nicht beteiligen.

Von den Tausendfüßen ist, neben tropischen Formen, z. B. dem micronesischen *Orphnaeus lividus*, der stark phosphoresciert und einen leuchtenden Streif hinterlässt (164), unser *Geophilus electricus* am bekanntesten. Ich traf an einem warmen dunklen Spätherbstabend zwei Tiere, die wie Phosphorschlangen hinter einander über den Weg glitten. Deutete es auf eine Beziehung zum Geschlechtsleben, wie man sie bei den Lampyriden annimmt? Sie wie manche andere Malacodermen und wie die südamerikanischen *Pyrophorus*-Arten sind die wichtigsten, bei denen das Leuchten zu den normalsten Funktionen ausgebildet ist. Man braucht nur der Schilderung aus Indien sich zu erinnern, wonach Scharen, die eine Baumkrone anfüllen, in regelrechtem Takt, wie auf Kommando, zusammen abwechselnd aufglühen und wieder verlöschen, so die Beziehung zum Nervensystem verratend, als wenn unsere Acridier

ein gemeinsames Concert geben. Sonst leuchten noch vereinzelte Insekten, Larven von Tenebrioniden, Eulenraupen, eine Ameise, zwei Gattungen von Pseudoneuropteren, *Lipura*, und Verwandte des Laternenträgers, der ja seinen Namen irrtümlich erhalten hat. (Seetiere scheinen nur auf direkten äußeren Reiz, nicht willkürlich zu leuchten.)

Alle diese Tiere leben selbstverständlich nächtlich, und sie gehören zumeist nocturnen Gruppen an. Die Onychophoren und Myriopoden gehören schlechtweg hierher. Unter den Milben mag nur an *Dermanyssus avium* erinnert sein, der nachts unsere Stubenvögel malträtiert und am Tage nicht zu spüren ist; auch haben neuere Versuche bewiesen, dass augenlose Acarinen genau so lichtscheu (oder »negativ heliotropisch«) sein können, wie *Lumbricus*. Jedenfalls verhalten sich die Milben wechselnd.

Die sämtlichen Gliederspinnen oder Arthrogastres scheinen negativ heliotropisch zu sein (nach Loeb's auf das Tierreich übertragenem Ausdruck), selbstverständlich die »Solifugen«, ebenso die Scorpione und Pseudoscorpione, die Phalangiden, wohl auch die Pedipalpen durchweg. Nur die Araneinen sind zum guten Teil Tagtiere geworden; aber es ist gewiss kein Zufall, dass gerade die durch ihr doppeltes Lungenpaar am meisten an die Gliederspinnen gemahnenden Territelarier, zu denen die Vogelspinne gehört, sich als Minierspinnen Erdwohnungen herrichten, in denen sie den Tag verbringen, um in der Nacht herumzuschweifen auf Raub. Dass die Männchen zeitlebens vagabondieren, bildet einen anderen charakteristischen Zug, der sich noch oft wiederholt (bei den Insekten) und sie als die Pioniere der biologischen Weiterentwickelung erscheinen lässt.

Die niedersten Insekten, die Thysanuren und Collembola, sind vorwiegend nocturn, wiewohl die Gletscherflöhe eine Ausnahme machen, so recht zeigend, dass auch hier die Feuchtigkeit das Primäre ist. Auch die übrigen Poduren scheinen vorwiegend die Sonne des Austrocknens halber zu meiden; so bergen sie sich etwa im Garten am Tage in der Erde, während sie im Walde sich von der Tageszeit weniger abhängig machen.

So gut wie *Lepisma*, verstecken sich die Blatten am Tage, äußerst lichtscheu, wenigstens die, welche sich in unseren Häusern angesiedelt haben, eben eine Folge der natürlichen Lebensweise. Diejenigen, die wie *Ectobia* und *Aphlebia* im Freien Tagtiere sind, haben das Düster unserer Wohnungen verschmäht. Ganz ähnlich die vorzugsweise nächtlichen Forficuliden, von denen die kleine *Labia minor* auch an warmen Sommertagen um Bäume und Misthaufen fliegt. Die Gryllen ebenso, *Gr. domesticus* in den Häusern, die Arten wenig fliegend. *Gryllotalpa*, die sich in der zweiten Hälfte des Juni und der ersten des Juli paart, kommt dann öfters an die Oberfläche und fliegt wohl gelegentlich ein wenig; um so interessanter eine nahe Verwandte in Japan und auf dem indischen Archipel, die nachts nach der Lampe schwirrt (v. Martens 166). Die nächtliche Wüstengrille (*Brachytrypus megacephalus*) verschließt ihre langen Erdgänge am Tage durch dicke Sandhaufen (422). Die meisten Acridier, Locustiden, Phasmiden leben diurn,

Termiten und Bücherläuse entgegengesetzt. Die Pseudoneuropteren sind gruppenweise auseinandergegangen, die Libellen fliegen am Tage, die Ephemeriden in der Nacht, wenn auch nicht in der dunkelsten, die Perliden sind, wie es scheint, mehr Dämmerungstiere, wenn sie überhaupt je freiwillig zu stärkerem Fluge sich aufraffen. Die echten Neuropteren scheinen um so lebendiger am Tage zu sein, je weniger ihre Larven der Feuchtigkeit bedürfen; die Phryganiden sind zum mindesten träg im Sonnenschein, mottenhaft, ähnlich die schwerfällige *Sialis*, mit der potamophilen Jugendzeit; das andere Extrem zeigt vielleicht die lebhafte Ameisenjungfer. Man kann hier darauf hinweisen, dass alle Wasserinsekten, die, bei Trockenperioden, ihre Tümpel verlassen, nachts umherfliegen, Käfer wie Wanzen. Die meisten Landwanzen, namentlich die Baumwanzen, sind wohl Tagtiere, speciell nocturn *Acanthia lectularia* und *Reduvius*, wohl auch *Aradus*, die Rindenwanze, und ähnliche Formen, die man in Ritzen versteckt findet. Nächtliche Fulgoriden wurden schon erwähnt, auch die Singcicaden scheinen ihr gleichmäßiges Concert mehr in der Dämmerung zu geben; die Griechen hielten sie im Käfig, um sich in Schlaf singen zu lassen.

Bei den Käfern wechselt die Anpassung an die Tageszeit außerordentlich, meistens verhalten sich die Imagines ähnlich wie die Larven, doch mit schroffen Ausnahmen; in sehr vielen Fällen scheint es auch hier den kleinen am leichtesten, sich zu emancipieren.

Die Laufkäfer teilen sich in die kleine Familie der diurnen Cicindelen und die nocturnen oder wenigstens dämmerliebenden Carabiden. Doch giebt es Ausnahmen, unser *Carabus auratus* und die Sycophanten, wie *Ferronia cuprea*, alle lebhaft gefärbt, jagen mehr bei Tage.

Von den Wasserkäfern lieben die Gyriniden das Spiel im Sonnenschein.

Die Staphylinen sind zum größten Teile nächtlich, besonders die größeren, doch fliegen sie einen gelegentlich auch bei Tage an, und die Blütenbewohner (»*Anthobium*«, »*Anthophagus*« u. v. a.) sind Diurna. Pselaphiden und Histeriden mit vielen Kurzflüglern nocturn, myrmecophil u. dergl.; die Silphiden, namentlich *Necrophorus*, nächtlich, manche *Silpha*-Arten auch am Tage frei sich herumtreibend. Die Nitiduliden wechselnd, z. B. die Phalacriden auf Blüten, die Cryptophagiden nocturn; ihnen sich anschließend jene Familien von Kleinkäfern, die man bald auf Blüten, bald versteckt antrifft; *Anthrenus* z. B. auch auf Blüten; bei den Pillenkäfern, die sich bei Berührung fallen lassen und mit angezogenen Beinen tot stellen, weiß man nicht recht, ob man sie mehr als Tag- oder Dämmertiere nehmen soll.

Die Lamellicornier gehen sehr auseinander, die Phyllophagen (*Melolontha* etc.) sind wie die Lucaniden meist Crepuscularia, doch weichen *Cetonia*, *Goliathus*, *Gnorimus* stark ab, und die Coprophagen scheinen sich wenig um die Lichtmenge zu kümmern, *Aphodius* schwirrt massenhaft im Sonnenschein; *Ateuchus* wandert am Tage umher, *Geotrupes* ähnlich, manche fliegen wenigstens mehr in der Dämmerung.

Die Buprestiden, im Gegensatz zu den Larven, sind grell diurn; die Elateriden schwankend (namentlich sind die herrlich leuchtenden Pyrophoriden natürlich nächtlich), ebenso schwankend die Malacodermen, denn den nächtlichen Lampyriden stehen die diurnen *Malachius*, *Telephorus*, *Malthinus* gegenüber. Die Cleriden als Buntkäfer diurn. *Xylophaga* (*Ptinus*, *Anobium* und die nächtliche Verwandtschaft) und die Melanosomen sind wenigstens vorwiegend nocturn. Die Pyrochroiden sind wohl hauptsächlich diurn, *Melandrya*, die Orchesien oder Pilzhüpfer nächtlich, die Mordellen wechseln; die Vesicantien, den Hymenopteren folgend, lichthold, ebenso die meisten Bruchiden und Curculioniden, die Bostrychiden verbringen die meiste Zeit im Holz, die Cerambyciden scheiden sich in düster gefärbte nocturne und in Blumenböcke von freundlicherem, lebhaftem Colorit, *Leptura*, die *Clytus*-Arten mit ihrer Wespenmimicry, u. a. Die Chrysomeliden und Coccinellen sind in der Hauptsache, nach Imago und Larve, Lichtfreunde geworden, wiewohl der kleine Igelkäfer, *Hispa*, nur abends auf den Grashalmen umherläuft.

Die Hymenopteren sind wohl durchweg Tagtiere geworden, mit fast einziger Ausnahme der geologisch ältesten, der Ameisen, die wenigstens zum Teil nächtliche Gewohnheiten haben, wie die südamerikanischen Blattschneider oder Sonnenschirmameisen, die Nachts ihr Vernichtungswerk betreiben. Wie alt eingewurzelt es ist, erhellt aus der Myrmecophilie vieler Bäume, die zum Schutz gegen die Blattschneider anderen, wehrhaften Formiciden Wohnräume gebildet haben, eine Ansicht, gegen die allerdings wenigstens in manchen Fällen von botanischer Seite neuerdings opponiert wird. Die meisten Ameisen schließen wohl nachts ihre Wohnungen. Eine brasilianische *Melipona* als Nachttier ist sehr auffallend.

Die Lepidopteren, früher in Diurna, Crepuscularia und Nocturna systematisch geschieden, werden jetzt zwar nach morphologischen Merkmalen in eine Anzahl von Familien zerlegt, wobei aber doch keineswegs sicher ist, dass z. B. die *Xylotropha*, auf eine mehr biologische Basis begründet, eine natürliche Familie darstellen, denn die Raupenähnlichkeit der Sesien, Cossiden und Hepialiden kann ebenso gut auf Convergenz beruhen. Die photometrische Einteilung hat noch jetzt eine gewisse Berechtigung, wenn man von den Ausnahmen absieht. Die *Rhopalocera* sind fast ausnahmslos Tagfalter*). Von unseren Sphingiden fliegt allein *Macroglossa* (in den Alpen z. B. Züchter einer besonderen tiefkelchigen Gentiana, also einer echten Tagblume, 168) bei Tage, die anderen sind

*) Schilde (167) giebt eine Anzahl tropischer Tagfalter an, die abends und nachts fliegen. Manche tropische *Thecla*-Arten fliegen nie bei Tage, halten sich vielmehr ganz versteckt in Hecken u. dergl., ähnlich riesige *Morpho*, *Caligo*, *Opsiphanes*. *Morpho Montezuma* aus Panama ist nur auf freien Plätzen im tiefsten Waldesschatten zu erbeuten, ebenso *Dinastor Darius*. *Caligo Teucer* sucht, aufgescheucht, Schutz im Dunkeln, an Rauchfängen u. s. w. *Opsiphanes Cassiae* ist bei Sonnenschein nahezu flugunfähig, sehr hurtig dagegen bei Einbruch der Nacht. Auch die Darmspülung tropischer Tagfalter, die, manchen von den einheimischen nicht unähnlich, Wasser zur Kühlung durch den Tractus treiben (362), kann hier angezogen werden; sie zeigt ebenso, wie wenig die volle Tropenwärme vertragen wird.



Abend- oder Nachtschmetterlinge. Die Sesien, große Lichtfreunde, haben doch eine nocturne Form, den Himbeerglasflügler, *Bembecia hylaeiformis*, die Hepialiden fliegen in der Dämmerung. Von den Bärenartigen sind die Zygaeniden durchaus diurn, die Arctiiden nocturn, doch fliegt u. a. *Arctia russula* auch bei Tage. Letzteren ähnlich verhalten sich die Bombyciden; *Aglia tau* treibt sich auch am Tage umher, zum mindesten erbeutet man sie gegen Abend; von manchen Spinnern haben sich die Geschlechtsunterschiede in der Weise entwickelt, dass das Männchen auch am Tage fliegt, wenn auch nicht immer häufig, während das Weibchen träg und rein nächtlich bleibt; so bei manchen *Gastropacha*-Arten, *G. quercus, rubi, pini*; die Orgyien, deren Weibchen ungeflügelt sind, scheuen gleichfalls das Tageslicht nicht. Das Männchen der Nonne, *Ocneria monacha*, das sich wie viele andere bei Tage leichter aufscheuchen lässt, fliegt auch schon im warmen Sonnenschein auf, allerdings um sich bald wieder, wohl an kühlerem Orte, niederzulassen, alles Beweise, dass der Tagschlaf der Männchen weniger tief ist, als der der Weibchen (beiläufig umgekehrt wie bei uns). Vom Schwammspinner, *O. dispar*, saust das Männchen bei Tage stürmisch umher. Am leichtesten wird das Gesetz der Abhängigkeit von der Lichtintensität durchbrochen zu Zeiten enormer Vermehrung, die gerade viele Spinner gelegentlich zu Schädigungen und Landplagen macht. Wie hier die Concurrenz den Lebensunterhalt erschwert und zur Ausnutzung sonst gemiedener Futterpflanzen, Brutplätze u. s. w. zwingt, so fliegen auch die Imagines, denen es an Verstecken oder Legeplätzen oder an der nächtlichen Ungestörtheit für die Paarung fehlt, massenhaft im vollen Tageslicht. Ob freilich auf solche gewaltsame Weise dauernde biologische Umwandlungen erzeugt werden, muss fraglich bleiben.

Die Eulen haben weniger diurne, als nächtliche, *Plusia gamma* am ausgesprochensten, doch kann man auch die sonst nächtliche Kiefernsaateule, *Agrotis vestigialis*, im Sonnenschein saugend auf Distelköpfen treffen, und alle die mit bunten Oberflügeln haben wohl das lebhaftere Kleid durch diurne Lebensweise erworben. Auch die Catocalaarten fliegen bei Tage leicht auf.

Die Spanner, wiewohl vorwiegend nächtlich oder dämmerliebend, zumal die großen, lassen sich doch meistens am Tage sehr leicht aufscheuchen und fliegen geschickt neuen Verstecken zu; viele jedenfalls freiwillig. Den Spannern am ähnlichsten scheinen sich die sämtlichen Microlepidopteren zu verhalten; sehr viele haben zum mindesten sehr offne, dem Lichte frei zugängliche Tagschlafstellen, die sie bei geringster Störung verlassen, manche trifft man tags auf Blüten, wie die langfühlerigen Nemophoren und Adelen. Viele verbergen sich stärker. Die Wickler, ihren Raupen entsprechend, sind durchweg nocturn, oder fliegen gegen Sonnenunter- und -aufgang; die Eier legen bei weitem die meisten des Nachts ab.

Alle diese Kleinen scheinen vom Licht weniger beeinflusst zu werden, als von der Feuchtigkeit, genau so wie die Dipteren, die, zum großen

Teil diurn, doch so massenhaft unsere Wohnungen aufsuchen, wie sie denn sehr vielfach feuchten Aufenthalt lieben. Die Culiciden und Simulien belästigen uns in der Nacht ebenso wie bei Tage, aber zu keiner Zeit mehr, als wenn uns das bleierne Gefühl der Schwüle zu Boden drücken will, gleichgiltig, ob wirklich Gewitterwolken am Himmel stehen oder feuchtwarmer Dunst die Luft erfüllt oder scheinbar noch klares Wetter ist. Die Schwüle aber beruht auf dem hohen relativen Wassergehalt der Atmosphäre (gesteigert durch Windstille, welche die Hautausdünstung oder doch deren Verdunstung hemmt). Bei solchem Wetter regen sich zahlreiche Fliegen, *Tabanus*, *Stomoxys* u. a., und die Männchen der *Anthomyia* »*meteorica*« führen ihren Reigen in der Luft mit vielen Mücken.

Solches Gewächshaus-Wetter aber, das an tropische Niederungen und vielleicht an uralte Vorzeit gemahnt, es bildet möglicherweise das Grenzgebiet jener nächtlichen Formen mit den diurnen, wo die ursprünglichsten von ihnen zu Hause sein mögen. Jeder Sammler weiß, was ein schwüler Sommerabend alles an die Lampe bringen kann von Phryganiden, Perliden, Ephemeren, Chrysopen, Spinnern, Spannern, Eulen, Motten. Doch fliegen viele von ihnen bei Schwüle auch schon bei Tage. E. Taschenberg schildert den Hochzeitsreigen der kleinen *Adela viridella*, wenn sie zu Hunderten, »die langen Fühler senkrecht in die Höhe gehalten, in einem Eichenbruche in der Nachmittagssonne auf und nieder wogen, bis schließlich nach dem Scheiden der Sonne unter dem westlichen Himmel der Knäuel sich löst und die einzelnen Pärchen zwischen dem würzigen Laube verschwinden«. Den Föhrenspanner, *Fidonia piniaria*, sieht man zwischen den Kiefernstämmen lebhaft umherfliegen im Sonnenschein oder an gewitterschwülen Tagen selbst bei sanftem Regen. Graber weist darauf hin, dass auf den Höhen der Alpen manche Spanner, die in tieferen Regionen nur in der Dämmerung sich hervorwagen, auch bei Tage fliegen, eine Folge der Abwesenheit ihrer Verfolger, vielleicht auch der gleichmäßigeren Frische und Feuchtigkeit.

Eine sehr wichtige geographische Beziehung muss wenigstens noch angedeutet werden. Dämmerungstiere treten in den Tropen, wo die Nacht so unvermittelt den Tag ablöst, außerordentlich zurück, sie halten sich höchstens im gedämpften Lichte des Urwaldes; vielleicht könnte der Mond einen Einfluss üben, doch ist von derartig periodischen Crepuscularien wohl noch nichts bekannt geworden. Bei der großen Masse von Schmetterlingen, die, in ganzen Gruppen, ihre Entstehung der Dämmerung verdanken, ist wohl die erste Lepidopterenschöpfung überhaupt unter höheren Breiten zu suchen, bez. in kälterem Klima (s. u.). Dabei darf man nicht an die polaren Verhältnisse denken, wo notwendigerweise Ausschlüpfen, Copula, Flug und Eiablage aller Schmetterlinge bei direktem Sonnenlicht statthat (167).

H. Cavicola.

Die Berührungspunkte zwischen den oberirdischen und den Höhlenbewohnern sind mancherlei, biologisch laufen sie durchweg auf die in den vorstehenden Abschnitten besprochenen Faunen hinaus, wodurch die Wege ihrer Entstehung angedeutet sind. Die Felsentiere, die zwischen den Gesteinsritzen Schutz gegen Trocknis suchen, bilden einen weiteren Ausgangspunkt.

Die Bedeutung der Gesteinsspalten ist also eine mannigfache. Man hat namentlich betreffs der Weichtiere darauf hingewiesen, dass die vermeintliche Kalkliebe vieler unserer einheimischen Schnecken viel mehr auf die physikalischen Verhältnisse der zerbröckelten Kalkabhänge hinausläuft, als auf die chemische Beschaffenheit (169). Zwischen den lockeren Bruchstücken, die von der Sonne durchwärmt werden und doch die Luftschichten vom Boden aus genügend feucht erhalten, finden viele Gastropoden günstige Bedingungen, die weiter südlich selbst auf Urgebirgsgrund hausen. Wahrscheinlich gehören überhaupt alle die Südformen, die sich mit dem Weinbau nach Norden vorschieben, unter diesen Gesichtspunkt. Häufig gewährt auch solches Gebröckel an waldigen Böschungen der Humusschicht Halt und Lockerheit, daher ihr außerordentlicher Reichtum an Humicolen.

Mehr schon kommen glatte Felswände mit ihrem Flechtenwuchs in Betracht. In ihren Spalten verbringen flachgedrückte oder langgestreckte Schnecken die Trockenzeit oder den Winter, solche, die wie *Helix lapicida* oder die Campylaeen mit gerader oder zurückgebogener ganzrandiger Mündung sich gegen die Unterlage luftdicht andrücken können, oder wie die schlanken Clausilien durch ein besonderes Schließknöchelchen sich schützen.

Indes gerade solche Formen sind bereits Sonderanpassungen an trockene Zustände, die den Höhlen fehlen.

In unseren Kellern haben wir schon ein viel besseres Gegenstück zu diesen, daher Kellerasseln, *Limax variegatus* als Kellerschnecke, *Hyalina cellaria.* Ein Carabide, *Sphodrus leucophthalmus*, sucht sie gern auf, und Stechmücken der letzten Herbstgeneration benutzen sie als Winterquartier. Alle diese können als Übergangsformen betrachtet werden, und der Keller entspricht zumeist den kleineren Grotten oder den Eingangspartien tieferer Höhlen.

Die Umwandlung, die deren Fauna vielfach durchmacht, da sie zeitlebens des Lichtes entbehrt, und die zum guten Teil auf die Entwickelung des Tastsinnes auf Kosten des Gesichtes oder im Dämmerlichte weniger vertiefter Räume auf Vergrößerung oder Vermehrung der Augen hinausläuft, ist für uns hier mehr nebensächlich, wichtiger ihre Zusammensetzung und einige andere Lebensbedingungen.

In erster Linie fragt es sich, ob zu den Mitbürgern der Höhlenfauna irgend ein Gast gehört, von so fremdartigem Habitus, dass seine oberirdischen

Verwandten die ersten Stufen des Landlebens hinter sich haben und nicht mehr zu den strengen Boden-, Moos-, schlechtweg Feuchtigkeitstieren gehören.

Die Frage darf einfach verneint werden, die Harmonie ist eine totale, die Höhlenbewohner haben durchweg einen biologisch altertümlichen Zug. Die einzige, leicht erklärliche Ausnahme machen die Ectoparasiten der Fledermäuse.

Wir treffen nach JOSEPH's Schilderungen (123), zu denen sich die JURINEC's gesellen (371), im großartigsten europäischen Grottengebiet, d. h. in den weiten subterranen Irrgängen des Karstes, kurz folgendes:

mehrere Landasselgeschlechter, *Titanethes* und *Typhloniscus*;

zwölf Acarinen, darunter so charakteristische Moosgamasiden wie *Uropoda* und *Gamasus*, oder das *Trombidium spelaeum*. Ixodiden und *Periglischrus Miniopteri* sind mit Fledermäusen in die Höhlen geraten, *Holothaspis niveus* und *Rhyncholophus stalitae* mit Käfern und Spinnen;

zwei Tardigraden, *Macrobiotus micronychius* und *Arctiscon stygium*;

sechs echte Spinnen, durchweg aus den Boden bewohnenden Familien der Dysderiden, Theridiiden, Lycosen und Agelenen;

vier Phalangiden;

zwei *Siro*-Arten mit scharfer Abstufung der Anpassung, *Siro duricorius* mit (seitlich gestellten) Augen aus dem Dämmergebiet, *Siro cyphopselaphus* aus den inneren, ganz finsteren Räumen, mit zwei Tasthaaren an Stelle der Augen;

vier Pseudoscorpione, als echte Dunkelfreunde, von besonderem Interesse. Die fossilen Formen übertrafen die lebenden an Größe beträchtlich, *Microlabis Sternbergi* aus der böhmischen Steinkohle z. B. wurde über 3 cm lang. *Blothrus* aber mit seinen zwei Species *spelaeus* und *brevimanus*, die JOSEPH in den Grotten antraf, erreicht unter den lebenden den größten Leibesumfang;

vier Chilognathen, *Polydesmus*, *Brachydesmus* und *Trachysphaera* zugehörig, und eine *Scolopendrella*;

endlich Insekten aus vier Ordnungen, Thysanuren, Coleopteren, Dipteren und Hymenopteren, in absteigender Anzahl;

Von Hymenopteren nur eine blinde Ameise, *Typhlopone Clausii*, einem mediterranen Genus zugehörig;

von Dipteren eine Dungfliege (Scatophagine), und eine Reihe Nycteribien, an die Fledermäuse und ihre Dejectionen gebunden (dazu die blasse *Culex pipiens* aus den Clausthaler Schächten).

Die Käfer senden nur Vertreter von Familien ins Finstere, die auch oberirdisch versteckte Lebensweise lieben, Carabiden (*Sphodrus*, *Anophthalmus*), Staphylinen (*Homalota*, *Glyptomerus*), Silphiden (*Leptodirus*, *Adelops*), Trichopterygier, die Ameisenfreunde (*Ptenidium*, *Ptilium*, *Ptinella*), Pselaphiden von gleicher Gewohnheit (*Machaerides*); dazu endlich noch den Curculioniden *Troglorhynchus anophthalmus*. Wiewohl bei der terricolen Lebensweise mancher seiner Verwandten sein Aufenthalt nichts gerade fremdartiges hat (allerdings gegenüber dem Gros der

Rüsselkäfer), so scheint er doch nach Joseph nur ein Gast daselbst zu sein, der gegen den Spätsommer aus den tiefsten in die höheren Räume aufsteigt und diese durch Deckenrisse verlässt, um seine Eier an Baumwurzeln abzusetzen und dort seine Verwandlung durchzumachen.

Die Micro-Orthopteren sind besonders reich vertreten, Lepismatiden (*Machilis* und *Troglodromicus*), Gymnodermata (*Nicoletia*), Campodeiden, Japygiden, Smynthuriden, echte Poduriden (*Tritomurus*, *Heteromorus* u. a.), Lipuriden (*Anoura* und *Anurophorus*, *A. Stillicidii* mit der hohen Zahl von 24 Augen als Dämmerungsanpassung).

Dazu kommen noch die verschiedenen Arten der Auriculaceengattung Zospeum, die um so bemerkenswerter sind, als sie dem einzigen bei uns frei lebenden Genus *Carychium* an Größe und Artenzahl gleichwertig gegenüberstehen oder vielmehr überlegen sind.

Endlich sind freilebende Nematoden, sowie beschalte und unbeschalte landbewohnende Rhizopoden gefunden.

Die wesentlichste Bedingung, die alle diese Tiere verlangen, ist gleichmäßige Feuchtigkeit der Luft; sie meiden solche Grottenteile, in denen zwar Wasser fließt oder tropft, die aber durch Luftzug getrocknet werden.

Dass das ewige Einerlei der Temperatur und Beleuchtung ihnen die Tages- und Jahreszeiten verwischt, ihnen über den Winterschlaf weghilft und sie vielleicht von bestimmten Fortpflanzungsperioden befreit, fällt nicht auf.

Ihre Nahrung entnehmen sie entweder zartestem Pilzmycel, oder den Auswurfsstoffen der Fledermäuse, oder sie fressen sich unter einander auf, eine sehr vereinfachte, aber sehr bezeichnende Speisekarte (s. Cap. 28).

Dem eingeengten Raume entsprechend sind alle von kleinem Umfange (wiewohl einzelne, *Bothrus*, relativ groß, ja sehr groß). Endlich ist ihre geographische Verbreitung, wenn auch nicht nach Arten, eine weite, im Hinweis auf uralte Einwanderung, zusammen mit den biologisch altertümlichen Merkmalen der Lebensweise ihrer oberirdischen Verwandten. Viele von ihnen werden geradezu außerhalb der Grotten am Genist, an feuchten und versteckten Orten gefunden.

Das Alter dieser Höhlenfauna scheint allerdings in Frage gestellt durch die Erfahrungen Schneider's (170) an dem *Gammarus*, der nachweislich erst seit wenigen Jahrhunderten eingewandert sein kann, in den Clausthaler Schächten; auch er hat sich der Dämmerung zwar nicht durch Erblinden, sondern umgekehrt durch Vergrößerung der Augen bereits angepasst. Gleichwohl wird dadurch nichts bewiesen, da er normaliter einer längst eingewanderten Sippe angehört, von denen der *Niphargus puteanus* als Brunnenkrebs so bekannt als weit verbreitet ist; und die hohe Übereinstimmung des Astaciden *Cambarus stygius* aus Krain und der Mammuthöhle in Kentucky kann für die Süßwasserfauna erst recht in demselben Sinne alter Einwanderung genommen werden, so gut wie etwa *Branchipus pellucidus* und *Estheria coeca*.

Die Ursache der Kleinheit bei den Höhlenlandtieren gegenüber z. B. dem *Niphargus orcinus* von mehr als 5 cm Länge (ohne Anhänge) hat wohl in der Temperatur ihren Grund; Landtiere verlangen wenigstens zeitweilig größere Sommerwärme, gegenüber dem gemäßigten Wasser.*)

Wahrscheinlich liegt dieselbe Ursache dem Mangel fliegender Insekten zu Grunde, bez. von Insekten aus Gruppen, die gewöhnlich Flügel tragen und die sehr wohl zu flügellosen Formen umgezüchtet worden sein könnten. Es könnte sich da nur um Amphibioten handeln, deren Larven, so gut wie die Krebse, mit Tagwassern in die Tiefe gerissen würden, da fliegende Imagines naturgemäß nur die vorderen Räume aufsuchen. Doch kommt hier noch ein anderes Moment ins Spiel, die Körpergröße nämlich. Alle Kerfe mit potamophilen Larven gehen über eine gewisse untere Grenze des Körpermaßes nicht hinaus, entsprechend die Imagines. Diese Grenze liegt aber durchweg, wie es scheint, über dem Umfang der Höhleninsekten, mit Ausnahme vielleicht mancher Dipteren, von denen ja die Mücke wenigstens fortkommt. Immerhin sollte man wohl noch Zweiflügler mehr und dauernd erwarten; oberirdisch haben sie sich indes nur durch die vorteilhafte Ernährung des Schmarotzertums ihre Flügel verkümmern lassen (Lausfliegen und Flöhe).

Das Gemeinsame, was alle diese verschiedenen Gruppen biologisch einfacher wirbelloser Landtiere kennzeichnet, ist ein gewisses Gleichmaß des Bedürfnisses an Feuchtigkeit und Wärme. Weit entfernt, die krassen Gegensätze, welche ein dem Lande so angepasstes Wassergeschöpf wie ein Rädertier aushält, ertragen zu können, verlassen sie ihr Substrat bei zu großer Durchfeuchtung, oder dringen tiefer in dasselbe ein bei Trocknis, sei es der Boden, das Moos, der Humus, das Innere der Pflanzen, des Waldes oder der unterirdischen Räume. Nicht als ob die Feuchtigkeitssumme, die sie verlangen, bei allen die gleiche wäre, da sie vielmehr sich außerordentlich abstuft, aber dieselbe Art heischt immer das gleiche Quantum; die Holzbohrer und oberflächlichen Terricolen, wie Grabschrecken, mögen bescheidene Gruppen sein, die bescheidensten vielleicht die Rindenbewohner, die von der Moos- und Spreuschicht, wenigstens vielfach, sich abzweigen, sowie die Tubicolen in trocknen Blatthülsen. Die meisten von ihnen scheuen das grelle Licht, jedenfalls scheint es sicher, dass auch die, welche die Sonne lieben, es nur allmählich erlernt haben, die Tagtiere unter den Insekten, oder wie wir hinzufügen, unter den Imagines. Viele, deren Larven den geschilderten

*) Bemerkenswert ist es, dass diese relativ großen Krebse Gruppen angehören, die auch außerhalb der Höhlen ähnlichen Gesetzen folgen. Asseln sowie Amphipoden, in identischen oder nahe verwandten Formen in warmen und kalten Meeren vorkommend, erreichen ihren größten Umfang oft in den letzteren, was vielleicht ihren Ursprung andeutet. (Beispiele liefern Kükenthal's Untersuchungen an Spitzbergen (171), die Tiefseeforschungen u. s. w.)



Faunen angehören, tummeln sich im erwachsenen Zustande frei im vollen Tageslicht, auf Baumkronen, Felsen und in der Luft, aber, was die Hauptsache ist, kein einziges umgekehrt oder doch nur in bestimmt beschränktem Sinne, wenn die Raupen von Nachtschmetterlingen bei Tage ihrer Nahrung nachgehen. Während im Wasser, zumal im Ozean, sehr häufig die Larven die beweglichen sind (so gut wie bei den Landpflanzen die Samen), welche später sich festsetzen, so ist der Weg auf dem Lande der umgekehrte, die Entwickelung wird allmählich freier und freier, mit einer einzigen Ausnahme vielleicht, der der Schmarotzer, die wir vielfach zu den Wassertieren gerechnet haben. Indes auch da bleibt das Verhältnis äußerst beschränkt, es betrifft nur die schmarotzenden Würmer, Nematoden und Platoden, deren freie Existenz auf dem Lande meist nur latent oder doch an hohe Feuchtigkeit gebunden ist. Höchstens könnte man noch *Linguatula* nennen; aber abgesehen von der hohen Amplitude der Spinnen vom niederen Landleben nach dem Wasser zurück, wandern doch hier wohl die Jungen nicht aktiv, sondern nur in der kurzen Zeit, wo sie aus dem Zwischenwirt sich herausarbeiten, um schließlich zum zweiten Mal eingeschnüffelt zu werden vom definitiven Träger. Bei den Insekten sind entweder nur die Larven Schmarotzer oder die Imagines auch. Ersteres am häufigsten. Wir kennen jedoch keinen Fall, in welchem die Imago sich der günstigen parasitischen Ernährung erfreute und die Einwanderung den Larven überlässt, trotzdem es doch Arten mit ungeflügelten Weibchen genug giebt, die dazu geeignet erschienen. Ganz ähnlich ist die Thatsache aufzufassen, dass kein einziges Insekt, das als Imago im Süßwasser lebt, sich auch nur bis zum Verlust der Flügel zurückbildet; Wasserwanzen und Wasserkäfer behalten sie, wiewohl die Copula und Eiablage im Wasser stattfindet, also, namentlich bei Seebewohnern, ein Grund für gelegentliches Auffliegen so wenig vorzuliegen scheint, als bei Fischen etwa. Die Schwierigkeit, den ersten aktiven, dauernden Schritt auf das Land zu thun, scheint so groß, dass durch ihre Überwindung die Constitution eine durchgreifende Veränderung erlitten hat, die es ihr ganz außerordentlich schwer macht, die einmal eingeschlagene Richtung wieder aufzugeben. Der erste Schritt auf das Land drängt die Tiere, die wirbellosen wenigstens, auf derselben Bahn weiter, er ist für die Weiterentwickelung der allerbestimmendste Grundzug.

Elftes Capitel.

Die Erwerbung des Eisens bei den Potamophilen und den niederen Stufen der Landtiere.

An der Grenze von Wasser und Land ist einer chemischen Beziehung zu gedenken, die erst in neuester Zeit R. Schneider energisch verfolgt hat, und die möglicherweise einen der wichtigsten Schritte in der Phylogenie vieler Tiere, besonders der Vertebraten, an das Süßwasser knüpft (172). Dass der Kalk in diesem vom Tierkörper schwerer zu gewinnen ist, als im Meere, haben wir wahrscheinlich zu machen gesucht. Dafür tritt das Eisen, das Farbmittel des Landes, das den Flüssen unausgesetzt zugeführt wird und im Meere beinahe fehlt, in den Vordergrund.

Seine chemischen Eigenschaften haben eine Verwandtschaft mit dem Kalk insofern, als das Ferro-Carbonat durch einen Überschuss von Kohlendioxyd ebenso wieder gelöst wird, wie das Calciumcarbonat. Dadurch würde bei beiden vielleicht die gleiche Schwierigkeit für die Ablagerung gesetzt. Dafür aber hat das Eisen den bedeutsamen Wechsel der chemischen Valenz, der die löslichen Oxydulsalze jederzeit als Oxyd oder Oxydhydrat niederzuschlagen bestrebt ist. In der That wendet Schneider zum Nachweis des Eisens in den Geweben die Berlinerblaufärbung durch Ferrocyankalium an.

Dieser Niederschlag, der in stärker eisenhaltigem Wasser bereits als ockeriger Überzug des Bodens, zumal am Ufer auftritt, scheint auf der Oberfläche des Tierkörpers besonders leicht, schon bei ganz schwachem Eisengehalte, sich zu vollziehen, um hier zur Festigung der Haut beizutragen, indem er vielleicht mit dieser eine wirkliche Verschmelzung eingeht, organisch durch Diffusion mit dem Integument verbunden. Es dient hier wohl als Schutz- und Festigungsmittel. So ist die Byssusdrüse und der Byssus von *Mytilus* und *Dreyssena* reich an Eisen, und der letztere hat wohl das Metall noch nach der Secretion aus der Drüse aufgenommen.

Sehr klar wird der Überzug demonstriert an den Schwimmfüßen eines *Astacus*-Weibchens; hier sehen wir die Eier und ihre Stiele durch eine Hülle von Eisenoxyd, die sich auf die Pleopodensegmente fortsetzt, gefestigt, so gut wie die Borsten der Endglieder. In dieses Kittsecret hat aber der Krebsegel, *Branchiobdella parasita*, seine Eier mit eingearbeitet, ebenso wie die an den Kiemen angehefteten den gleichen Schutzmantel tragen (Fig. 111). Phryganidenlarven und Gammariden haben eine ähnliche äußerlich aufgelagerte Hülle an den exponierten Körperstellen, wenn sie in eisenreichen Gewässern leben.

Aber auch die Hüllen gesellig lebender Protozoen, *Vorticella*, *Car-*

chesium, sowie die Gehäuse der *Vaginicola*, mit denen sie an die Kiemen von *Astacus* und *Asellus* angeklebt ist, sind eisenhaltig.

Dafür, dass das Eisen durch die Haut resorbiert wird, sprechen vielleicht die Tiere, deren Integument die Respiration übernimmt, *Cylops*, manche Würmer, *Hydra*, die Protozoen. Dafür, dass es nicht bloß an das Blut gebunden ist und durch dieses übertragen wird, treten Protozoen ein, Cölenteraten, Spongillen, Turbellarien, die alle das Schwermetall nachweisen lassen.

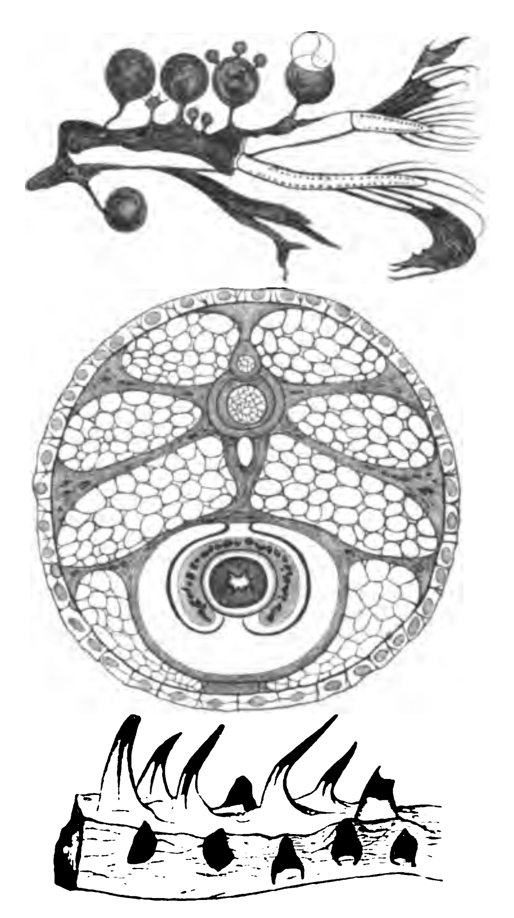


Fig. 111. Hinterleibsfuß vom Flusskrebs. Querschnitt durch den Olm. Stück eines Unterkiefers vom Schellfisch. Alle schwarzen Teile, die in der zweiten Figur kräftiger sein könnten und hier alles außer dem Hautumriss bedeuten, sind Eisenoxydhydrat. Am Fuße vom Flusskrebs sitzen noch *Branchiobdella*-Eier. (Nach SCHNEIDER.)

Bei höheren Tieren wird der Kreislauf des Eisens jedenfalls complizierter, die Aufnahme geschieht durch Darm und Leber, die Accumulation übernimmt das Bindegewebe*). Das Blut, die Blutkörperchen, die Eier, z. B. der Schnecken, enthalten es, z. T. sehr reichlich. Es wird wieder ausgeschieden durch die Haut, in deren Bedeckungen es sich anhäuft, und wahrscheinlich auch durch die Leber, in deren Secretionszellen es nachweisbar ist, so dass in diesem Organ Resorption und Excretion sich berühren. Die Leber erscheint schlechtweg als ein Speicherorgan, bei Wirbeltieren, Mollusken, Krebsen, Würmern. Die meisten Gewebe enthalten Eisen, Epithelien, Secretionszellen, Knorpelzellen, strukturlose Membranen; es durchtränkt das Zellplasma und häuft sich im Kern. Muskel und Nerv nur sind eisenfrei.

Bei weitem am meisten aber häuft es sich im Bindegewebe, *Proteus* und Fische haben es in Knorpel und Knochen, ein Querschnitt des Olms (Fig. 111) zeigt es im ganzen Bindegewebsnetz vom Darm bis zur Haut.

*) Für die Säuger behauptet BUNGE, dass das Eisen nur in organischen Verbindungen in der Nahrung zugeführt werden könne (881. S. 90. ff.).

Bei Weichtieren (*Limnaea*, *Planorbis*, *Helix*) findet man es in allen Muskeln (natürlich in den Bindegewebshäuten), im Mantel. Das Mesenchym der Najaden enthält unglaubliche Massen. Ähnlich bei Oligochäten (*Lumbricus*, *Tubifex*, *Lumbriculus*, *Criodrilus*), bei *Clepsine*.

Nahe liegt es, ihm eine histomechanische Funktion zuzuschreiben, als Kitt, wie solche sonst dem Kalk zukommt, mit dem es sich oft verquickt. So gehört der Eisengehalt in den peripherischen Bindegeweben gehäusebildender Schnecken ursprünglich der Hauptsache nach den dort sich ausscheidenden sphärischen Kalkconcretionen an, die zur Neubildung der Schale dienen. Der Eisenüberzug an der Vorderseite der Nagezähne vieler Nager ist längst bekannt. Aber auch bei allen Fischen, des Süßwassers wie der See, und bei den Amphibien sind die Überzüge der Kronen und Spitzen meist stark eisenhaltig, vielleicht als ein erstes Schmelzorgan; schon in den Zahnpapillen ist es nachzuweisen (untersucht sind von Fischen Aal, Barsch, Wels, Hecht, Lachs, Bitterling, Dorsch, Schellfisch, Seeskorpion, immerhin eine ganze Reihe). Aber auch die stützenden Kiemenstrahlen und die schützenden Kiemenstacheln, die bekannte Reuse, enthalten Eisen, so gut wie die chitinisierten Stützstäbchen in den Blättern der Kieme der Najaden. Deren Schalencuticula ist besonders reich, zumal die Jahresringe und der Saum.

Die Festigung, die das Eisen der Haut gewährt, tritt besonders hervor in den äußeren Eihüllen der Daphniden, den Eisäckchen der Cyclopen, den Cocons limicoler Oligochäten, den Gemmulis der Spongillen, der *Cuticula* der Bryozoen und Hydroidpolypen.

Besonders reich ist der Eisengehalt bei Süßwasser- und Höhlenbewohnern, aber auch bei Landasseln und Landschnecken; die Insekten sind merkwürdigerweise ziemlich frei davon.

Dass es im Meere zurücktritt, selbst bei verwandten Formen, ergab sich am deutlichsten bei den Krebsen. Während bei *Astacus* alle Haare und Borsten stark eisenhaltig sind und im Skelet sich Kalk und Eisen verquickt, haben zwar auch die biegsamen bräunlichen Borstenbüschel an den Kau- und vorderen Gangfüßen von *Homarus*, *Palinurus*, *Pagurus*, *Cancer*, *Carcinus* u. a. ihren Eisengehalt, aber eben nur diese, die Umgebung ist frei davon.

Es liegt selbstverständlich sehr nahe, dem Eisen außer der mechanischen noch die chemisch-respiratorische Funktion zuzuschreiben, oder doch diese aus der ersteren als der ursprünglicheren abzuleiten. Die leichte Oxydierbarkeit und Reductionsfähigkeit der Ferro- und Ferriverbindungen musste sich geradezu dem Bedürfnis der Sauerstoffübertragung darbieten. Dafür lassen sich eine Anzahl Thatsachen anführen.

Erstens können die als Symbionten in Infusorien und Hydren lebenden grünen Algen ganz oder zum Teil durch eisenhaltige oder durch Eisenoxyd ersetzt werden.

Zweitens ist das Eisen kaum irgendwo so stark abgelagert, als in dem Bindegewebe der so kräftigen, so sauerstoffbedürftigen Musculatur der *Clepsine* und der Mollusken.

Drittens deutet die Entstehung der roten Blutkörperchen der Vertebraten darauf hin, dass sie das Eisen ihres Hämoglobins nicht aus dem Blutserum, sondern aus dem Bindegewebe haben. Gerade die neueren Anschauungen, welche die roten Blutzellen nicht aus den weißen entstehen lassen, passen vorzüglich. Während die ersteren von Anfang an aus dem Bildungsgewebe sich loslösende Wanderzellen sind, entstammen die roten in letzter Instanz zwar demselben Boden, aber doch auf anderem Wege. Sie sind die bei der Ausbohrung solider Stränge zu Blutgefäßen fortgeschwemmten Zellen, und sie werden noch jetzt ebenso gebildet, wenn, wie im Knochenmarke der Vögel, neue Gefäße auf die gleiche embryonale Weise entstehen (173). Ihr Eisen ist demnach nicht von den Wanderzellen aus dem Blutserum entnommen, sondern vorher in der Masse des Bildungsgewebes, der allgemeinsten Bindesubstanz, abgelagert. Dabei konnte das Eisen erst in dem hochcomplicierten Molekül des Hämoglobins losgelöst und im Blut fortgeführt werden. Denn sein specifisches Gewicht ist so hoch, dass es erst durch ein starkes Floss, so zu sagen, gestützt und vor fortwährendem Sinken und Festsitzen verwahrt bleiben musste, nebenbei ein Grund, der zeigt, welche Hindernisse der Nutzbarmachung der Schwermetalle entgegenstehen.

Unter den Weichtieren scheint nur *Planorbis* Hämoglobin zu besitzen (382).

Darf man endlich so weit gehen, das allgemeine Gesetz, dass die jetzt wirksamen Kräfte in ihren heutigen Combinationen für die phylogenetische Erklärung mit der höchsten Wahrscheinlichkeit herangezogen werden können, auch auf das Hämoglobin auszudehnen? Dann würden alle Tiere, die rote Blutzellen haben, im Süßwasser oder auf dem feuchten Lande dieselben erworben haben. Das beträfe aber viele Würmer so gut, wie die Vertebraten. Die Capitellen (und manche Polychäten mit rotem Blute), die jetzt noch Brackwasser ertragen, wären im Süßwasser oder auf feuchtem Boden entstanden, so gut wie jetzt noch Tubificiden, die doch mit höchster Wahrscheinlichkeit ursprünglich potamophil sind, im Meere vorkommen, ähnlich Nemertinen. Auffallend braucht die Erklärung keineswegs zu sein, da die Archianneliden als eine Zwischenstufe zwischen den Poly- und Oligochäten, die man nicht mehr trennen will (Eisig), ebensowohl Abkömmlinge der letzteren gewesen sein können, die den Polychäten ihre marine Entstehung gaben (selbstverständlich nicht in direkter Linie, so wenig als alle Polychäten rote Blutkörperchen enthalten). Betr. *Planorbis* s. u.

Am auffälligsten aber wäre die potamophile oder terrestre Entstehung bei den Wirbeltieren, nicht bei den Amphibien und Amnioten, sondern bei den Fischen. Vielleicht sprechen noch andere Momente zu Gunsten einer derartigen Ableitung.

Zwölftes Capitel.

Phylogenetische Beziehungen der wirbellosen Landtiere.

Biologisch haben wir in den vorstehenden Abschnitten die mannigfachen Wechselverhältnisse zwischen Land und Wasser, Salzigem und Süßem, in ihren Abstufungen zu verfolgen gesucht. An der Meeresküste veranlasst der großartige Ausschlag, in den die anscheinend geringen Schwankungen der gewaltigen Wassermassen ausklingen, den schroffen Gegensatz von Feucht und Trocken, der unausgesetzt die Brandungsbewohner in der Zone der intensivsten Lebensanregung, in der Wasser, Land und Luft sich berühren, wechselnd beeinflusst. Im Süßwasser wird ein jäher, wiewohl weniger schneller Contrast geschaffen durch Verdunstung und Austrocknen. Am sanftesten vollzieht sich der Übergang von den Rändern der nie versiegenden Flüsse und Seen aus mit ihrem sumpfigen Ufergebiet. Die Stufen aber, welche das Landleben durchmacht, sind zunächst an Örtlichkeiten gebunden, welche mit dem Wasser dauerndes Gleichmaß gemein haben, vom Feuchten bis zum Trocknen; sie steigen ganz allmählich bis zur Unabhängigkeit von den scharfen Gegensätzen der Atmosphäre empor.

Nunmehr entsteht die Aufgabe, die Ahnenreihe womöglich zurückzuverfolgen und zu untersuchen, in wie weit der Einfluss des einen oder anderen Mediums in allgemeinen Zügen der Anatomie und daraus entspringender Phylogenie sich geltend gemacht hat.

Wenn wir da vorausschickend auf die bekannte Schwierigkeit hinweisen, für die herrschende Klasse der Landwirbellosen, die Insekten, den Stammbaum und Ursprung mit nur einiger Gewissheit klarzulegen, deshalb, weil der paläontologische Beweis für alle Landtiere, und zumal die zarteren, naturgemäß der allerlückenhafteste ist, so berühren wir damit nur ein Gebiet, das möglicherweise eine besondere Tragweite hat.

Es scheint verhältnismäßig viel leichter, die Phylogenie der unzweifelhaften alten Wassertypen, der Protozoen, Cölenteraten, Turbellarien, Trematoden, und vielleicht auch der Echinodermen aufzuhellen, als irgend eine der darüber stehenden Gruppen mit den vorigen zu verknüpfen. Die Nematoden, Anneliden, Hirudineen, Rotatorien, Crustaceen, Tracheaten u. s. w. erscheinen durchweg als gesonderte Gruppen, die, durch stärkere Klüfte von einander getrennt, dem Systematiker genug Mühe machen. Selten sind dabei die Fälle der zweifelhaften Formen, die bald der einen, bald der anderen Gruppe zugerechnet werden. Sie betreffen zumeist kleine Sondergruppen.

Man darf geradezu fragen, ob nicht manche oder die meisten der Lücken dadurch zu erklären sind, dass die Zwischenformen, unter dem Einflusse des Landes erzeugt, dem Meere entrückt wurden und uns

dadurch sowohl als Fossilien, wie in ihrem bis zur Gegenwart fortlaufenden Bestande verloren gingen. Denn die Bedingungen des Landlebens haben vermutlich stärkere Wandlungen durchgemacht als die in der See. Für die gewöhnliche Argumentation des Darwinismus aber, nach welcher Zwischenformen meist mit geringeren Aussichten in den Kampf ums Dasein eintreten und daher schnellem Untergange unterliegen, sind jene systematischen Lücken zu groß; dieses Gesetz, das sicherlich viel zur Erklärung der Sprünge im System beiträgt, hat kaum über die Arten hinaus Geltung, schwerlich für Ordnungen und Klassen (was es auch gar nicht beansprucht, eine Bemerkung, die zugefügt werden mag, um Missverständnisse auszuschließen).

Freilich muss es als ein Wagnis erscheinen, wenn man gegen die vorherrschenden Lehrmeinungen mit ungewöhnlichen Momenten rechnet, die noch dazu sich der Controle vollständig entziehen. Es kommt indes nur darauf an, die Gründe zu prüfen, die zu solcher Ansicht hindrängen; und sie dürften der Theorie immerhin einen leidlichen Grad von Wahrscheinlichkeit verleihen.

Die älteste cambrische Fauna, um zunächst die paläontologische Seite aufzunehmen, ist eine verarmte Tiefseefauna. Der Mangel an Kalk in den Skeleten dieser Graptolithen, Conularien, Bivalven, Brachiopoden, Trilobiten u. s. f. deutet ebenso darauf hin, als die Beschaffenheit der Augen bei den letzteren. Bald sehr groß, bald verkümmert, so zwar, dass Barrande die Rückbildung während der individuellen Entwickelung einzelner Arten nachweisen konnte, stimmen sie mit den an den heutigen Tiefseebewohnern erkannten Verhältnissen so völlig überein, dass Zweifel ausgeschlossen erscheint nach Ansicht der Geologen (9). Tiefseefaunen aber sind, nach denselben modernen Resultaten, keine ursprünglichen, sondern von Flachwasser-, bez. Strandfaunen abzuleiten, wie wir früher erörterten. Zudem muss festgehalten werden, dass die mächtigen Sedimentmassen, welche das Material für die cambrischen Ablagerungen lieferten, nur von damals schon bestehenden Festländern abgeschwemmt sein konnten.

Die silurischen Schichten bringen denn auch Aufschluss über jene Strandfaunen und, was noch wichtiger, auch über die des Landes. Mag das Silur auch einen ungeheueren Zeitraum umfassen, jener wohlentwickelte, von Brongniart entdeckte Insektenflügel von Calvados, aus dem Mittelsilur beweist, dass die Landfauna bereits einen wenigstens ebensolchen Grad der Entwickelung und Differenzierung erreicht haben musste, als die des Meeres; denn bis zu einem Kerf mit derartig ausgebildetem, jedenfalls sehr funktionsfähigem Flugwerkzeug ist es von irgendwelchen alten Meeresgeschöpfen ein mindestens ebenso weiter Schritt, als etwa von einem Wurm bis zu einem Trilobiten. Trotz aller Spärlichkeit haben wir also anzunehmen, dass die Landfauna von den ältesten Zeiten an, bis zu denen die Aufzeichnungen in den Petrefakten erhalten sind, sich der marinen parallel entfaltet hat. Über die ungeheueren Zeiträume, die rückwärts liegen und gleichfalls bereits Zeugen

des Lebens waren, könnten natürlich nur vage Hypothesen rein durch Phantasie aufgestellt werden, mit der eine vernünftige Forschung nicht rechnen darf. Und wenn man selbst der allgemeinen Anschauung beipflichtet, dass im Ozean des Lebens Urschoß sei, so drängt doch umgekehrt die Vermutung, die ältesten Festländer seien kleiner und inselartig gewesen mit feuchtwarmem Klima und zunächst durchnässtem Boden, zu der Annahme einer anfangs besonders kräftigen Wechselwirkung zwischen Wasser und Land. Und in diesem Sinne stehen uns schwerlich begründete Einwürfe im Wege, wenn wir die Umbildungen, welche die Exposition an die freie Atmosphäre jetzt noch an den Tieren hervorruft, zum Ausgang nehmen, um daraus Schlüsse auf jene alten Zeiten zu machen, immer im Rahmen der durch die Paläontologie gegebenen Grundlagen. Die Umbildungen, die wir unmittelbar verfolgen können, betreffen das Integument; mehr theoretisch zu erschließen und durch die Beobachtung zu unterstützen sind die mechanischen Verhältnisse der Locomotionsorgane; vielleicht die größte Schwierigkeit, wenigstens für den strikten Beweis, machen die Atemwerkzeuge.

Einfluss der Atmosphäre auf das Integument.

In der Zusammenstellung der latenten Landbewohner zeigte sich, dass der Schutz gegen das Austrocknen auf doppelte Weise erreicht werden konnte, entweder durch Ausscheidungen, die erhärten, oder durch Erhärtung des Integumentes selbst. Hier interessieren uns nur die letzteren. Doch ist gleich darauf hinzuweisen, dass die neueren Ansichten (namentlich nach Eisig) dazu hinneigen, die früher als cuticulare Erhärtungen betrachteten Außenskelete, zumal das Chitin, auf stickstoffhaltige Secrete zurückzuführen. Bei den Landrhizopoden glaubt Greeff (s. o.) fast durchgängig eine geringe Verdichtung ihrer zarten Schälchen zu erkennen, die sich zunächst meist nur in schwacher Gelbfärbung oder Bräunung bemerklich macht. Die Möglichkeit, zusammenhängende äußere Schalen, bei Protozoen, ähnlich wie bei den Mycetozoen, auf die ursprüngliche Trockencyste zurückzuführen, ist früher schon ausgesprochen (s. o. Cap. 3). Demgemäß treffen wir bei allen echten wirbellosen Landtieren durchweg ein cuticulares oder Chitinskelet an Stelle der Wimperbekleidung, d. h. also vor allem bei den Tracheaten.

Ausnahmen freilich fehlen nicht, zunächst das Heer der Landschnecken, sodann die Landplanarien, *Prorhynchus*, die Landinfusorien. Letztere wird man kaum zu den echten Landtieren rechnen können, wenigstens werden sie sich gegen jede Trockenperiode nach Art ihrer Brüder im Wasser durch Encystierung sichern; ebenso *Prorhynchus* mit seiner Schleimcyste; die Planarien meiden durchaus trockne Orte; die Schnecken als nackte geradeso, oder sie schützen sich wie die *Testacella* durch eine Schleimcyste oder sie haben ihr Haus. Sie stellen eine ganz eigenartige Sippe dar, die viele Eigentümlichkeiten des Wasserlebens mit aufs Land genommen hat (s. u. Cap. 20).

Es scheint außer diesem Weg, das ursprüngliche Wimperkleid der *Gastraea* in einen Panzer zu verwandeln, noch ein zweiter möglich und von Anfang an viel betreten, in der Brandung nämlich. Wenn hier wirklich so fördernde Bedingungen für die Entfaltung des Lebens gegeben waren, so war doch andererseits der starke Wellenschlag höchst hinderlich. Und der führt wohl sehr viele Seetiere zur sesshaften Lebensweise, deren Einwirkungen jüngst LANG verfolgt hat. Es mochte wohl zweierlei verschiedene Bedingungen geben, welche im Meere die Sessilität herbeiführten. Die eine liegt in der Bewegung des Wassers, die andere im Boden. Letztere traf sich im lockeren Schlick. Er mochte vielen Tieren, die nicht Schwimmer waren, die Locomotion erschweren und sie einsinken lassen, wie viele sedentäre Anneliden, Spatangen, Muscheln u. dergl.; immerhin ist diese Sessilität die weniger fixierte. Auch war sie vermutlich in der Tiefe vorherrschend. Wirklich sesshaft sind eigentlich nur die Tiere, die sich an fester Unterlage anheften. Von den mancherlei Ursachen, die dazu anregen mögen (Zurücktreten der Bewegungslust während der ungeschlechtlichen Fortpflanzung wie beim *Scyphistoma*, ihre Herabsetzung durch Wärmeverminderung wie bei Quallen, Vorteile durch Anheften an Schwimmer, wie bei Crustern u. s. f.) ist doch wohl keine so stark und vor allem so allgemein, als die Bewegung des Wassers, und da überwiegt wieder die Brandung bei weitem alle Strömungen in den tieferen Schichten. Die Brandung also scheint die allgemeinste Veranlassung zur Sessilität im Meere gewesen zu sein. Bei ihr aber spielt sofort der andere Faktor mit herein, auf den es hier ankommt, die Berührung mit der Luft, die zeitweilige Trockenlegung. Hier sind zwei Momente, welche die Sesshaften zur Abscheidung eines schützenden Gehäuses anreizen. Es ist wahrscheinlich, dass die Weichtiere ihnen ihre Entstehung aus angesaugten Würmern verdankten, die sich einen Rückenschutz erwarben (s. u.), die Chitinröhren der Hydroidpolypen sind wohl aus gleicher Ursache entstanden, so gut wie die Balanengehäuse, die Röhren der Bryozoen und vielleicht auch die beiden Klappen der Brachiopoden. Wenigstens darf man darauf hinweisen, dass die älteste Gruppe der letzteren, die Linguliden, die allen geologischen Wechsel überstanden haben, jetzt in flachem Wasser hausen.

Der Ersatz des Wimperkleides durch ein Hautskelet, ganz oder meist nur partiell (so dass die wimpernden Teile unter oder in jenem Schutz finden), scheint demnach in der See durch die Sessilität in der Brandung erworben, unter gleichzeitigem Einfluss der Atmosphäre. Auf dem Lande wird ein solches Integument zur notwendigen Lebensbedingung.*)

*) Die Betrachtungen über den Verlust des Wimperkleides betreffen hier nur jene Reihe von Tieren, die, an die Turbellarien sich anschließend, zu höheren Bilaterien führen. Bei Cölenteraten und Echinodermen hat es sich im Ectoderm viel reicher erhalten. Dass es bei vielen Cölenteraten sich beträchtlich reduciert, wiewohl es allen Larven zukommt, kann die verschiedensten Ursachen haben, Sesshaftigkeit

Genauere Prüfung aber dürfte darthun, dass geradezu alle die beweglichen Metazoen, die zu Süßwasser und Land in inniger Beziehung stehen, auch unter letzterem Einflusse ihre Cuticula erworben haben. Dabei sind mehrere Stufen ziemlich scharf zu trennen. Eine ältere scheint an durchweg bewimperte Formen anzuknüpfen, die sie zu Chitinhäutern macht, eine jüngere aber, wiewohl gleichfalls uralte, eben an diese ältere Stufe vermutlich nach deren Rückwanderung ins Meer, indem sie die Chitinisierung vervollständigte und verstärkte. Die Protozoen würden vielleicht die allerälteste darstellen, insofern als dieselbe Ursache, welche jetzt das Schälchen der Rhizopoden verstärken lässt, auch der erste Anstoß zu ihrer Bildung gewesen sein kann. Immerhin bezieht sich dieser Anteil bloß auf gewisse Gruppen, die Monothalamen, und vielleicht die Centralkapsel der Radiolarien. Die Hüllen der Peridinien, Noctiluken etc. entziehen sich, bei der uralten Lebensweise im Wasser, am meisten der Beurteilung, wenn es auch nicht ausgeschlossen ist, auch ihre härteren Zellmembranen unter denselben Gesichtspunkt erster Ableitung einzubeziehen. Der Kalk der Foraminiferen freilich hat mit dem Süßwasser und Land schwerlich etwas zu schaffen.

a. Ältere Stufen der chitinhäutigen Metazoen. Die erste und vollständigste Cuticularerwerbung finden wir bei den Nematoden.*) Noch nicht zur Metamerie fortgeschritten, also morphologisch in den untersten Kreis der Metazoen gehörig, haben sie die Wimperung sowohl an der Haut, als an allen inneren Organen eingebüßt. Ihre größeren Formen sind durchweg unter den günstigen Nahrungsverhältnissen des Parasitismus gezüchtet. Die kleinen, freilebenden aber, die sowohl im Meere, als im Süßwasser, als auf dem Lande vorkommen, haben doch den größten Umfang biologischer Anpassung auf dem Lande erreicht, in der Austrocknungsfähigkeit vieler Anguilluliden. Aktiv lebend zwar nur in feuchterer Umgebung, scheinen sie doch gerade durch die letztere Beziehung ihr Wimperkleid verloren zu haben; sie

---

in der Brandung, Arbeitsteilung (Wimperplättchen der Ctenophoren, Geißelkammern der Poriferen), unausgesetzte rythmische Bewegung des durch die ganze Haut atmenden Körpers (Medusen) etc. Ähnlich bei den Echinodermen. Die Trematoden etc. haben es infolge des Parasitismus eingebüßt.

*) Möglicherweise dürfte man so weit gehen, die ganze höhere Tierwelt, die eine secundäre Leibeshöhle, ein Cölom besitzt, auf terrestrischen Einfluss, mindestens in der Brandung, zurückzuführen. Das Cölom geht mit einem geschlossenen Gefäßsystem, das durch andere Ursachen wieder verloren werden kann, Hand in Hand. Dieses aber hat localisierte Atemwerkzeuge zur Voraussetzung. Solche wiederum verdanken vermutlich bei kleineren Tieren (um solche handelt es sich zunächst) ihre Entstehung dem Umstande, dass ein Teil ihres Integumentes durch irgendwelche Verdickung für die Respiration untauglich wurde, daher andere Stellen sich, durch Aus- oder Einstülpung, vergrößern mussten. Die Schutzverdickung ist am wahrscheinlichsten dem Einflusse der Atmosphäre zuzuschreiben. — Ich würde vor der Theorie nicht zurückschrecken, wenn nicht die Echinodermen mit ihrer dunklen Ableitung Schwierigkeiten machten. Ihre Descendenz von einer bilateralen Dipleurula würde sich gut fügen, aber die Eigenart des Skelets, das, wiewohl es oft praktisch als ein Exoskelet erscheint, doch nicht vom Epithel stammt, erschwert die Erklärung.

haben es unter keiner Bedingung, weder als Embryonen, noch als Larven, wieder erworben. Dabei ist es gleichgiltig, ob die Ableitung von größeren Formen, wie *Gordius*, mit angedeuteter Larvenmetamerie und Spuren inneren Fortschrittes genommen wird oder von den kleineren Anguilluliden. Die biologische Amplitude würde für die letzteren sprechen. Auch könnte man wohl an polyphyletische Entstehung denken, der Auffassung modernster Arbeiten entsprechend.

Weniger vollständig ist der Verlust bei den Rotatorien und den Oligochäten, genau entsprechend ihren Lebensbeziehungen. Die ersteren vermögen zwar auszutrocknen, aber nicht im Feuchten, nur im Wasser wieder aufzuleben; die letzteren sind zwar keiner Austrocknung fähig, stellen dafür aber zahlreiche echte Landbewohner in den Lumbricinen.

Die Rotatorien haben stets Schwierigkeiten gemacht in Bezug auf ihre systematische Stellung. Die neuesten Bearbeiter kehren entweder zu der alten Auffassung zurück, nach der sie eine Art Mittelform bilden zwischen Krustern und Anneliden, oder sie rücken sie — und das scheint das Endurteil — den letzteren näher. Die Gliederung ihres Fußes ist wohl nur eine scheinbare, nicht auf Metamerie gegründet, ja dieser selbst nur ein Scheinfuß. Die Cilienkränze mit ihrem complicierten Verlauf halten sich nur am Vorderende, das eingestülpt werden kann. Im Innern treten die einzelnen Wimpern in den trichterförmigen Anfängen der Excretionsorgane dem Beobachter sehr lebhaft entgegen. Krebse im Gegenteil entbehren der Cilien völlig. Man kommt wohl über das Dilemma am einfachsten hinweg, wenn man das Integument, in Übereinstimmung mit dem Vorwiegen im Süßwasser, sowie der weiten auf Lufttransport gegründeten Verbreitung sehr vieler Arten, in Folge der Luftanpassung erhärtet sein lässt, so dass nur an den einstülpbaren Stellen der Cilienbesatz bleibt. Dieser bildet sich, in Folge der Arbeitsteilung in der Haut, um so kräftiger aus, da er beim Schwimmen dieselbe locomotorische Aufgabe zu leisten hat, als vorher das Wimperkleid der gesamten Körperoberfläche. Wenn also nichts darauf hindeutet, dass wir in den Rädertieren eine degenerierte Sippe vor uns haben, die von höherer Entwickelungsstufe zurückgesunken ist, dann haben wir sie umgekehrt von alten Annelidenvorfahren, die noch nicht oder nur wenig gegliedert waren, abzuleiten. Der Einfluss der Atmosphäre, der das Integument zum guten Teil zu einer schützenden Hülse erstarren ließ, konnte dann zugleich die Ursache werden, die, durch Correlation, noch andere Ectodermgebilde zur Erhärtung brachte und im Stomatodäum die Kiefer schuf. Für die Entstehung dieser Kiefer bei schwindender Wimperung kann man ebenso ein anderes Moment geltend machen, die Reibung an harten Substanzen, wozu die neueste Literatur Parallelen verzeichnet.

Vielleicht sind den Rädertieren ähnlich die Ichthydien aufzufassen; der Verlust des Wimperkleides am Rücken dieser Gastrotricha könnte möglicherweise mit dem Aufenthalt in allerflachsten Gewässern,

selbst beim Eintrocknen bis zu feuchtem Schlamm zusammenhängen. Eine Gruppe, über die man das wenigst bestimmte wird sagen dürfen, sind die Nemertinen. Im äußeren Wimperkleide und in dem Mangel aller Gliederung turbellarienähnlich, zeigen sie namentlich in der Anordnung der Darmtaschen Spuren innerer Segmentierung (348), sie waren in ihrer Entwickelung auf dem Wege, der zur Herausbildung der Anneliden geführt hat, haben aber bald ihre eigene Richtung eingeschlagen.

Für die Oligochäten meint einer der competensten Beurteiler, Eisig, die Frage offen halten zu müssen, ob sie die älteren seien oder die marinen Polychäten. Besser werden wir seinen Anschauungen entsprechen, wenn wir überhaupt die beiden Gruppen nicht mehr gelten lassen. Dann spitzt sich die Frage auf die Archianneliden zu. Bei diesen, den Capitelliden und Opheliaceen, ist es aber zweifelhaft, ob sie, die an das Brackwasser sich gewöhnen können, ursprünglich dem Süßwasser oder der See angehören. Die hämoglobinhaltigen Blutscheiben scheinen auf das erstere hinzuweisen. Dazu kommt, dass eine verwandte, von Grube beschriebene Art, *Alma nilotica*, bei Cairo im Nilschlamm haust. In ihr liegt ein Oligochäte vor, der in mehreren Merkmalen mehr zu den Capitelliden zu gehören scheint. Eine große Anzahl der Hinterleibssegmente ist an den hämalen Parapodien mit bald einfachen, bald gabelig gestellten Kiemen ausgestattet, ähnlich dem Capitellidengenus *Mastobranchus*. Auch die Unterscheidung eines deutlichen Vorder- und Hinterleibes, sowie die distiche Borstenanordnung spricht für solche Verwandtschaft. Andererseits deutet der ausschließliche Besatz der Parapodien mit Haken und die Ausrüstung mit Gefäßen auf die Oligochäten. Kurz, wir finden hier nicht nur einen anatomischen, sondern auch einen biologischen Übergang zwischen potamophilen und halophilen. Und man könnte noch ein anatomisches Moment anführen, welches bei modernen morphologischen Betrachtungen sehr in den Vordergrund gestellt zu werden pflegt. Seitenorgane, ein uraltes Sinneswerkzeug, wie es scheint, schon von ungegliederten Vorfahren ererbt und z. B. bei den *Pulmonaten* in das Hirn einbezogen (176) oder bei Muscheln wieder anzutreffen (177), und auf die ersten lateralen Nervenstämme der Plathelminthen zurückzuführen, sie finden sich unter den Anneliden bei Capitelliden, wie Archianneliden und Lumbriculiden, also Oligochäten. (»In den Seitenlinien der Oligochäten scheinen allgemein laterale Ganglienzellstränge vorzukommen, die vorne in das Gehirn einmünden.« 36. S. 232). (Die spärlichen Polychäten, die jetzt ins Süßwasser gegangen sind, und die etwas zahlreicheren Oligochäten im Meere können zwar Neuanpassungen andeuten, die jetzt im Werke sind, aber für die ursprüngliche Herleitung nichts beweisen.)

Demnach steht der Theorie, welche die Oligochäten des Landes und süßen Wassers für die älteren anspricht und von ihnen das Heer der marinen Polychäten durch Rückwanderung herleitet, theoretisch nichts im Wege. Unter den Oligochäten aber verraten die Terricolen auf den ersten Blick ein hohes Übergewicht über die Limicolen oder

Potamophilen. Sie sind größer und entwickelter. Ja sie wetteifern an Körperumfang mit den marinen. Denn den großen Eunicearten von 150 cm Länge und 2 cm Dicke stehen die gewaltigen tropischen Lumbriciden (*Megascolices*) kaum nach. Und auf dieser Stufe der tierischen Organisation muss die Größe gewiss als erworben, nicht aber als ursprünglich angesehen werden. Gemäß dem Gesetze, wonach die Riesen der Tierwelt, absolut und relativ nach dem System, vom Meere erzeugt werden, fällt solches Körpermaß der Lumbriciden um so mehr ins Gewicht, als ein Beweis, dass es erst sehr allmählich erworben werden konnte. Die Regenwürmer sind uralte Formen.

Sie sind zudem die einzigen unter den bisher betrachteten, welche schon stärkere Grade der Trocknis zu überstehen vermögen, ohne in latenten Zustand zu verfallen. Zu dem Zwecke dienen ihnen die peritonealen Rückenporen, die bei *Enchytraeus* nur ganz ausnahmsweise vorkommen. Der bei den Verwandten weiter verbreitete Kopfporus mag als ein Ventil zum Abfluss überschüssiger Leibesflüssigkeit da sein, deren Druck das Hirn bedrängen würde; die Rückenporen übernehmen die Aufgabe, die Körperoberfläche auch bei geringerer Feuchtigkeit der Umgebung anzufeuchten. Somit sind die Regenwürmer Tiere, die zwar noch nicht entfernt die stärksten Grade der Austrocknung vertragen, aber an geringere durch verschiedene Einrichtungen angepasst sind, eben durch jene Wasserporen, sowie durch die Chitinisierung ihrer Körperhülle*). Die niedere Stufe der Trockenanpassung prägt sich aus in der Beibehaltung der Wimperung an geschützteren Stellen. Und so finden wir die Cilien bei den Oligochäten teils äußerlich auf der Unterfläche des Kopflappens und den seitlichen Wimpergruben des Kopfes (Fig. 62), teils innerlich am Darm und an den Excretionsorganen.

Dieser Beschränkung des Wimperkleides entspricht aber die Verteilung der Cilien bei den Chätopodenlarven. Aus der Bewimperung des Kopflappens könnte die präorale Wimperschnur abgeleitet werden, wobei die Beschränkung auf eine bestimmte Linie und eventuell eine Polwimper aus der locomotorischen Aufgabe durch Arbeitsteilung sich erklären ließe; denn wenn eine nur partielle Bewimperung dasselbe leisten soll, wie sonst eine totale, ist die Localisierung nicht eben auffällig. Der anale Cilienkranz kann aus dem Zusammenhang mit dem wimpernden Darm verstanden werden. Freilich ist nicht zu leugnen, dass auch, z. B. bei *Serpula*, die allerersten Stadien ganz bewimpert sind. Da kann man sich wenigstens damit behelfen, dass der ganze ursprüngliche Larvenleib lediglich dem Kopflappen und After entspricht und dass die übrigen Segmente erst nachträglich eingeschaltet werden. Diese aber sind nicht bewimpert oder haben doch höchstens, bei

---

*) Kulagin (175) hat gezeigt, dass die Cuticula von *Lumbricus* noch kein echtes Chitin ist, sondern eine Art Vorstufe dazu. Sie löst sich noch in schwachen Säuren, wie sie im Humus vorkommen. Interessant ist es, dass zur Neutralisierung derselben ein alkalisches Hautdrüsensecret schützend abgeschieden wird.

mesotrochen Larven, örtlich beschränkte Wimperreifen, eine Localisierung, welche mit der verschiedenen Stärke der Cuticula auf den Segmenten und ihren Gelenkstellen in Zusammenhang gebracht werden kann. Aber selbst wenn solche Reifen nicht auf die Zwischensegmentstellen fallen, so steht solche Cilienausbildung, die ja auch an manchen Stellen des ausgebildeten Polychätenkörpers vorkommen kann, doch immer als eine secundäre Anpassung da, die in nachträglicher Durchbohrung des Chitinskeletes begründet ist. Dieses aber bleibt in jedem Falle, und es bedingt die Beschränkung der Cilien.

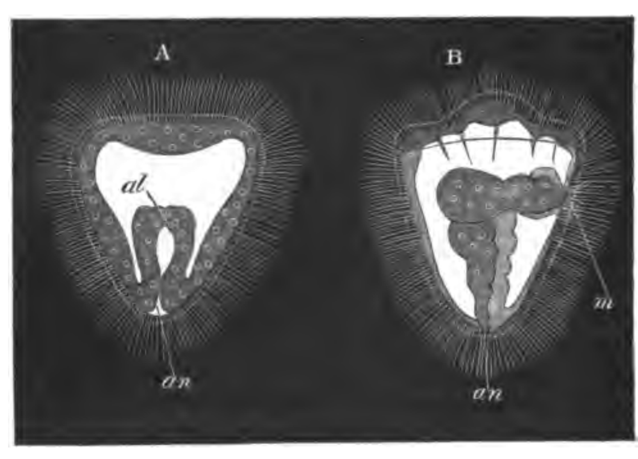


Fig. 112. Entwickelungsstadien von *Serpula*. *m* Mund, *an* After, *al* Archenteron. (Aus Balfour.)

Fig. 113. Larven von *Polygordius*. *a* After, *m* Mund, *kn* Kopfniere, *mes* Mesodermstreifen, *sp* Scheitelplatte. (Aus Schmidt-Lang.)

Von allen solchen Larvenformen zeigen die Oligochäten nichts; denn sie haben, wie man zu sagen pflegt, eine abgekürzte Entwickelung. Trägt denn der Embryo im Ei solche Restspuren früheren Freilebens an sich? Ebensowenig. Warum also ist seine Entwickelung eine abgekürzte? Hier berühren wir eine Frage von weittragender Bedeutung. Uns scheint der einfachere Vorgang der ursprüngliche, die marinen Polychätenlarven aber als nachträgliche Anpassungen, die von der leichteren Ortsbewegung im Meere profitiert und zu dem Zwecke die mittleren Wimperstreifen, die ursprünglich fehlen, erworben haben. Nicht als ob es keine abgekürzte Entwickelung gäbe, d. h. keinen Verlust der Reminiscenz an gewisse Zustände der Vorfahren, die im Gegenteil so häufig ist. Bei der unausgesetzten Änderung der Organisation, die Form und Entwickelung immer nur als die Resultante aus Vererbung

und Anpassung, um diese Collectivbegriffe zu gebrauchen, erscheinen lässt, muss die eine so gut wie die andere alteriert werden. Unter gleichen Umständen aber wird man doch nur dann die einfachere Entwickelung als abgekürzt betrachten, wenn wenigstens irgend ein Rest Kunde giebt von verloren gegangenen Larvenorganen. Hätten die Embryonen der Lumbricinen an irgend einer mittleren Stelle des Leibes, zu irgend einer Zeit auch nur einen Teil eines Wimperringes, so wäre sofort ein Anhalt gegeben, darin ein Erbteil von marinen Vorfahren zu erblicken. Wie die Sache jetzt liegt, kann die einfachere Entwickelung der Oligochäten wohl nur als die ursprünglichere angesehen werden.

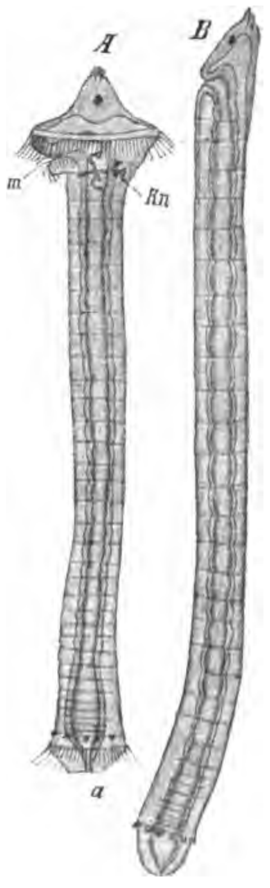


Fig. 114. Ältere *Polygordius*-Larven. *a* After, *m* Mund, *kn* Kopfniere. (Aus SCHMIDT-LANG.)

Die Polychäten des Meeres haben aber noch so manche anatomische Eigenheiten, die auf secundäre Erwerbung deuten. EISIG betont als solche den Nebendarm der Capitelliden, der zur Atmung dient und bei den Oligochäten in keiner Weise zu finden ist. Es liegt doch näher, ihn für eine Neuanpassung zu nehmen, als dass er bei den anderen wieder verloren gegangen wäre. Die Genitalorgane der Polychäten machen aber gegenüber denen der Oligochäten entschieden den Eindruck einer Rückbildung. Bei den letzteren typisch und compliciert, mit scharfen Sonderungen, Organen für die Befruchtung, Spermaaufspeicherung u. s. w., sind sie bei den Polychäten viel weniger typisch, Eier, selbst Eiballen, Spermamassen lösen sich von ihrer Ursprungsstätte ab und flottieren frei in der Leibeshöhle, um durch gewisse Segmentalorgane nach außen geführt zu werden. Dazu die Verteilung der Geschlechter. Die Oligochäten sind durchweg Hermaphroditen, die Polychäten bald Zwitter, bald diöcisch, so zwar dass beide Zustände sich bei den Arten der verschiedensten Gattungen wiederholen können. Das ursprüngliche Verhalten ist doch wohl das gemeinsame, weiter verbreitete, d. h. die Monöcie. Es lässt sich leichter verstehen, dass aus einer Zwittergrundlage heraus sich durch Arbeitsteilung die Trennung der Geschlechter vollzieht, als dass umgekehrt an den verschiedensten Stellen des gesamten Wurmareals sich der Zusammenfluss der Geschlechter in einem Individuum herausbildet, um auf dieser Basis eine ganze große hermaphroditische Gruppe zu erzeugen.

Natürlich ist auch hier wieder Vorsicht des Urteils am Platze. Man

darf keinesweigs so weit gehen zu behaupten, dass der Hermaphroditismus schlechtweg die Urform der Genitalentwickelung gewesen sei. Vielmehr hat man sich innerhalb der Klasse zu halten. Da aber erscheint die Zwitterbildung als eine der vorteilhaftesten Anpassungen an das Landleben mit seiner Erschwerung der Locomotion, da sie die Chancen für die Erhaltung der Art unmittelbar verdoppelt. Erst die marine Beweglichkeit erlaubt die Trennung der Geschlechter, ohne den Bestand der Species zu riskieren. Monöcische Lumbriciden, wenn sie sich je bildeten, mussten wohl bald wieder ausgemerzt werden.

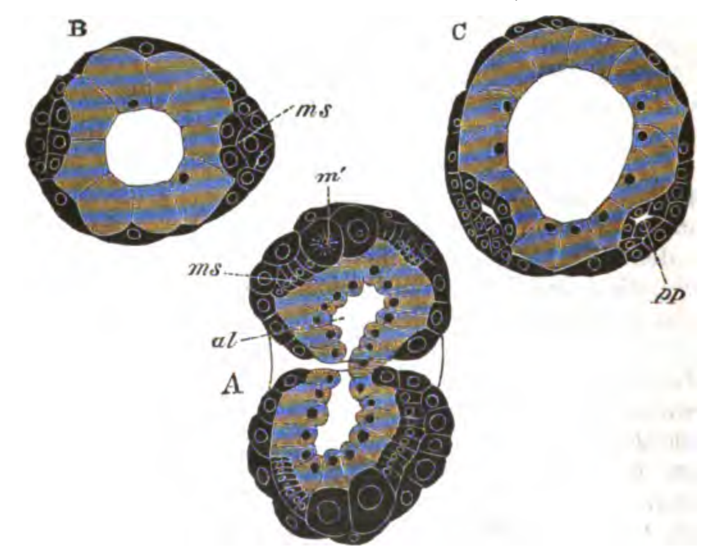


Fig. 115. Schnitte durch Embryonen von *Lumbricus trapezoides*. *A* das jüngste Stadium, im Begriff, sich zu teilen. *al* Urdarmhöhlen, *m'* Polzellen des Mesoderms, *ms* Mesodermstreifen, *pp* deren Höhlung. (Aus Balfour.)

Unter denselben Gesichtspunkt gehört wohl Kleinenberg's wunderbare Entdeckung, dass aus jedem Ei bei *Lumbricus trapezoides* sich zwei Embryonen entwickeln, eine Thatsache, die gleichfalls auf die Verdoppelung der Aussichten für die Erhaltung der Art hinausläuft. Denn wenn auch bei anderen Tieren solche Zwillinge beobachtet worden sind (Pteropoden, Fische), so sind sie doch nicht zur Regel geworden. Die verschiedenen zweischwänzigen Regenwürmer, die inzwischen aufgefunden worden sind, bekunden vielleicht die Tendenz auch anderer Arten, zu dieser merkwürdigsten ungeschlechtlichen Vermehrung durch Teilung des Embryos im Ei fortzuschreiten (180).

Folgerungen der Landanpassung für die Körperform.

Die Bedingungen für die Locomotion stellen sich im Süßwasser sowohl als auf dem Lande wesentlich ungünstiger als im Meere. Die Einwanderung ins Süße konnte der Hauptsache nach nur durch Über-

windung der Strömung geschehen; und auch da, wo die Anpassung durch allmähliche Aussüßung geschlossener Becken sich vollzog, war die Berührung mit Zu- und Abflüssen nicht zu vermeiden, die Strömungsverhältnisse also wesentlich energischer als im Meere. Auf dem Lande aber erhebt sich durch das geringe specifische Gewicht des Mediums eine besondere Schwierigkeit. Während die Eiweißsubstanzen die Schwere des Wassers nur um ein ganz Geringes übertreffen, der Körper also zum allergrößten Teile vom Medium getragen wird, ist die Luft so leicht, dass ihr specifisches Gewicht gegenüber dem des Tieres gar nicht in Betracht kommt. Im Wasser ist also nur ein geringer Bruchteil der Leibesmasse wirklich durch Muskelkraft zu fördern (bei *Paludina* z. B. mit den specifischen Gewicht 1,25 nur ein Fünftel), auf dem Lande aber die ganze. Dass dabei der Widerstand des Wassers ein anderer ist, als der der Luft, hat mehr eine andere Bedeutung, insofern als die Landbewegung, einmal eingeleitet, einen wesentlich höheren und schnelleren Ausschlag ermöglicht. Zunächst ist für eine gleiche Leistung in Bezug auf die Geschwindigkeit jedenfalls auf dem Lande eine ungleich größere Anstrengung erforderlich. Eine solche wird aber nur gewährleistet durch einseitige Richtung (nach dem Principe der Arbeitsteilung), sie erheischt die Ausbildung einer Längsaxe und führt damit zur bilateralen Symmetrie. Diese wird vielleicht um so mehr gefordert von den hier in Betracht kommenden Würmern, den Nematoden und Oligochäten, als dieselben zumeist eine terricole, bohrende Lebensweise führen, welche sofort der Längsaxe ein erhebliches Übergewicht verleiht und den Körper zur Streckung zwingt.

Im Meere umgekehrt muss zwar, nach demselben Principe, die einseitige Axenentwickelung ebenso von Vorteil sein; aber derselbe ist doch so wenig überwiegend, dass alle die Formen, deren morphologische Individualität noch unter den Anneliden steht, im Stande sind, die Bilateralität wieder aufzugeben und strahlig zu werden. Man huldigt jetzt meist wohl der Ansicht, dass Sessilität — vielleicht schon Bewegungsarmut — die Ursache radiären Baues war. Die Schwämme kümmern sich kaum noch um eine bestimmte Orientierung, ihre unregelmäßigen Stöcke sind zumeist noch nach radiärem Typus gebaut; bei paläozoischen und recenten Korallen verwischen die ursprüngliche bilaterale und die vielfach erworbene radiäre Gestalt ihre Grenzen so völlig, dass es erst vieler Untersuchung bedurft hat, um die primäre Gesetzmäßigkeit festzustellen etc. Die freilebenden Quallen sind zumeist strahlig, bei den marinen Turbellarien, den Dendrocölen, liegt der Mund bald vor, bald unter, bald hinter dem Hirn, so wenigstens den Gegensatz von vorn und hinten ausgleichend. Die Echinodermen sind so vorwiegend strahlig, dass nur, bei den sesshaften Crinoiden, die Verlagerung des Afters, und erst secundäre Bewegungsmomente bei Holothurien und Spatangen eine Symmetrieebene entstehen lassen. Bei den Weichtieren ist zwar die durch die Aufwindung complicierte Bilateralität ebenfalls wohl entwickelt, und dennoch haben gerade die höchststehenden, die Cephalopoden, sie

in doppelter Hinsicht wieder aufgegeben. Das Rückwärtsschwimmen mit dem Trichter, das zwar in der Symmetrieebene geschieht, aber im umgekehrten Sinne, ist bei so großen Tieren nur in der freien Wassermasse des Meeres möglich, das Kriechen aber vermittelst der Arme und ihrer Saugnäpfe, das nach allen Richtungen erfolgen kann, bedeutet ein Zurücksinken zum radiären Typus, das mit einem ungewöhnlichen Aufwande von Muskelkraft sich verquickt. Schon durch dieses Moment werden die Cephalopoden, so gut wie die Echinodermen, vom Süßwasser und Land ausgeschlossen. Die wenigen Quallen aber sind entweder Bewohner großer Binnenseen, oder sie werden, wie die Crambessen, durch die Bergströmung der Flutästuarien in die Flüsse geführt; die eigentlichen Süßwassercölenteraten, Hydren und Spongillen, können nur sesshaft sein, Grund genug, dass sie sich dem Landleben niemals anbequemen konnten.

Somit haben die ersten, dauernd und ausnahmslos gestreckten Tierformen, die Nematoden und Anneliden, ihre bilaterale Symmetrie und gestreckte Gestalt vermutlich durch die Landanpassung erworben. Wenn wir sagen ausnahmslos, so müssen wir uns allerdings bewusst werden, dass der Parasitismus schließlich in seiner Sessilität jede Gestaltsanpassung gestattet, daher die Unförmlichkeit einer *Sphaerularia bombi*, oder einer weiblichen *Heterodera Schachti*, (oder die Finnen der Bandwürmer).



Fig. 116. *Heterodera Schachti* ♀. (Nach STRUBELL.)

In dieser gestreckten Bilateralität scheint aber in letzter Instanz die Entstehung der Metamerie begründet. Die Nematoden, vielleicht die ältesten Metazoen des Landes, sind als freilebende durchweg zu klein, als dass sich eine Gliederung ihres Chitinskeletes nötig machte; ja wenn sie wirklich Spuren besaßen, haben sie diese nicht weiter entwickelt, sondern wieder aufgegeben. Die großen Formen haben durch ihr Schmarotzertum eine so vereinfachte Öconomie, dass dieselbe auch ohne Segmentierung ihres Integumentes bestehen kann. Anders die Oligochäten.*) Der große

*) Hier dürfen wir eine wichtige neueste Arbeit nicht übergehen, die von E. MEYER (311), welcher die Anneliden von Turbellarien ableiten will, die, langgestreckt, im hohen Meere eine räuberische Lebensweise führten, sich schlängelnd bewegend. Sie sollen durch die später auftretenden Fische decimiert und gegen das Ufer gedrängt sein. Wenn sie zur Brunstzeit stark geschwellt waren durch die erweiterten Genitaldrüsen, sollen die Schlängelungen diese letzteren zur Abgliederung gebracht haben, die von innen heraus zur Segmentierung und Metamerie führte. Für die Bildung der Parapodien und des Cuticularskelets ließen sich die platten Chitinborsten der *Enantia spinifera* v. Graff (312), die längeren der *Alaurina* und gewisser Cercarienschwänze anführen. Alle Ableitungen MEYER's für die Segmentalorgane, das Mesoderm etc. mögen Geltung haben, schwerlich aber die erste Herleitung von pelagischen langgestreckten Geschöpfen, denn einmal fehlen diese jetzt völlig, zweitens liegt es wohl viel näher, vom Ectoderm auszugehen und die noch der Hautatmung

Leibesumfang gerade der Lumbriciden mit ihrer so energischen Bewegung (man denke an den rapiden Rückzug in die Röhren) erheischte vielleicht mit Notwendigkeit die Gliederung. Von den marinen Vorfahren ist eigentlich nichts erhalten als die Kopfkappe bis zum Mund und die Aftergegend; der ganze gestreckte Körper kann als Landerwerbung gedeutet werden; und er ist es, der, bei seiner Hauterstarrung, segmentiert wurde. Die Segmentierung setzt aber auf dieser Stufe noch ein solches Gleichmaß des gesamten Baues voraus, dass die Erwerbung der verschiedenen Organe, besonders der secretorischen, einfach auf correlativem Wachstum, auf physiologischem Bedürfnis der einzelnen Abschnitte beruhen kann. Und so scheint es in der That, als wenn auch dieser wesentlichste Fortschritt tierischer Organisation, der den wohlthätigen Keim höherer Differenzierung durch Arbeitsteilung enthält, auf den Einfluss terrestrischer Lebensweise zurückzuführen ist. — —



Fig. 117. Chätopodenembryo mit provisorischen Borsten. (Aus BALFOUR.)

Eine andere Beziehung betrifft die **Körperanhänge**. Der Vergleich eines Regenwurms mit einem marinen borsten- und schuppenreichen Anneliden zeigt ohne Weiteres, wie das Landleben mit der Heftigkeit aller Bewegungen und der austrocknenden Wirkung der Luft dünnen und namentlich zarten Vorragungen abhold ist, einer der Hauptgründe, warum die Systematik der Lumbriciden so spät erst Fortschritte machte. Dass die Senkfäden der Quallen u. a. nur im Wasser möglich sind, leuchtet ohne Weiteres ein (s. a. Cap. 29).

---

fähige Cuticula der Oligochäten zum Ausgang zu nehmen. Sodann aber haben wir in den augentragenden Landplanarien sowohl langgestreckte Formen, als solche, die sich nach meines Freundes STRUBELL Versicherung reichlich nach Blutegelart lebhaft schlängelnd bewegen.

Dreizehntes Capitel.

Phylogenetische Beziehungen der wirbellosen Landtiere (Fortsetzung).

---

b. Jüngere Stufen der chitinhäutigen Metazoen. Arthropoden.

Wenn die Auffassung, welche die Polychäten als rückgewanderte Abkömmlinge terrestrer Lumbriciden oder doch Oligochäten betrachtet, bei dem großen Reichtum und der Vielseitigkeit dieser Seetiere noch problematisch ist, so laufen doch alle Anzeichen nach übereinstimmendem Urteile der Zoologen darauf hinaus, dass die Arthropoden von Polychäten abstammen. Nach unserer Ansicht würden die Anneliden nach ihrer Rückwanderung ins Meer, die keineswegs in einer einzigen Linie erfolgt zu sein braucht, neuen Anstoß erhalten haben zur Ausbildung ihres Ectoderms, um sich die Erleichterung der Locomotion zu Nutze zu machen. Es entstanden sowohl die Wimperkränze der Larven, als die mancherlei Ruder- und Atemorgane der Erwachsenen, der Borsten- und Schuppenbesatz, die Parapodien, in doppelten Reihen als Neuro- und Notopodien. Auf dieser Grundlage stärkerer Differenzierung und Bewegungsfähigkeit erfolgte eine Neuauswanderung, welche die Arthropoden schuf. Die erste hatte das zartere Chitinskelet gezeitigt, unter Schonung des Cilienkleides am Kopflappen und im Innern. Die zweite brachte eine Verstärkung dieses Skeletes und eine so durchgreifende Chitinisierung, dass alle Wimperung, äußerlich und innerlich, verschwand. Ohne dass man einen besonderen unmittelbaren Grund zu finden vermöchte, warum z. B. der Darm nicht mehr wimpert, sieht man sich gezwungen, im Zusammenhang mit den allgemeinen Gesetzen des Wachstums und der Correlation, den Schwund der Wimpern im Darmcanal lediglich auf die allgemein gesteigerte Tendenz zur Chitinerzeugung, unter dem abermaligen und verstärkten Einflusse der trocknenden Atmosphäre, zu schieben.

Dass die Tracheaten, die Spinnen, Onychophoren, Myriopoden und Insekten, ihre Entstehung einer Landanpassung verdanken, wird von keinem bestritten, Widerspruch dagegen findet wahrscheinlich die gleiche Ableitung der Kruster. Sehr dunkel ist auf jeden Fall noch die genauere Aufzeichnung des Stammbaumes.

Nirgends vielleicht gehen die Auffassungen und Thatsachen so auseinander, als bei den Gliedertieren. Die ältesten, die wir kennen, sind Tiefseebewohner, die cambrischen Trilobiten. Nachher kommen die des Flachwassers. Gleichzeitig die riesigen, so merkwürdigen Formen der Gigantostraca, und mit ihnen jene *Palaeoblattina* mit sehr entwickelten Flügeln, ebenso Scorpione, die den recenten nahe stehen, also in uralter Zeit bereits die größten Gegensätze der Lebensweise. Nicht

weniger modern. Dass die Krebse eine ungeheure Vielseitigkeit entfalten, bedarf nicht der Erwähnung. Wohl aber kann man darauf hinweisen, dass die eigentlichsten und verbreitetsten Landkruster, die Asseln, von Boas (181) als der höchste Zweig, noch über die Decapoden hinausragend, hingestellt wird, während ihre Trilobitenähnlichkeit mindestens auf einer sehr auffälligen Convergenz beruht. Die Fähigkeit schützenden Einrollens verbindet sich mit großem Gleichmaß der Beine, wenigstens an der ausgedehntesten Körperregion, um eine weitgehende Ähnlichkeit zu begründen. Die Spinnen gehen so weit auseinander in ihrer Biologie, dass man im Meere vielleicht ebenso differierende Gruppen unterscheiden kann, als auf dem Lande, und zwar von Alters her. Zunächst die merkwürdigen Pantopoden. Dann aber gehören möglicherweise in ihren Kreis die neuerdings meist den Anneliden zugezählten Myzostomen, die ihr Monograph, v. Graff (182), zum mindesten mit den Tardigraden als eine Gruppe der Stelechopoden oder Stummelfüßer vereinigt. Auf dem Lande das Schmarotzertum der Linguatuliden und der Milben, die ins Meer zurückwandern. Sodann die sehr problematischen Beziehungen zwischen *Peripatus* und den Myriopoden. Oder jener bekannte Zirkelschluss betreffs der Chilopoden und Insekten. Beide sollen phyletisch zu einander gehören, weil die jungen Chilopoden nach der ersten Häutung drei Beinpaare haben, wie die Insekten. Diese andererseits werden von Würmern oder selbst von Chilognathen abgeleitet, weil sie mehr Beinpaare haben, in ihren einfacheren Formen oder als Larven u. s. w. Bezüglich der Beinpaare der merkwürdige *Nauplius*, der nichts weniger zu sein scheint als der Nachkomme eines Gliederwurmes, da er mit seinen acht, zu Fühlern und Kiefern sich umgestaltenden Gliedmaßen nur den Kopfanteil vorzustellen berechtigt ist. Eine ähnliche Frage bei den Spinnen, bei denen wohl eine embryonale Vermehrung der Beinpaare bekannt ist, während umgekehrt viele (alle?) Milben ein Jugendstadium mit nur drei Beinpaaren durchmachen. Ja man kann noch weiter gehen und auf die Tracheenlosigkeit und den fast völligen Mangel von Gliederung bei den Tardigraden hinweisen, von denen noch jüngst behauptet wurde, dass sie nicht als degeneriertes Endglied, sondern wegen ihrer Einfachheit als Wurzel des Stammbaumes zu gelten hätten. Bei den Insekten jener Streit, ob die Flügellosigkeit der Ametabolen eine erworbene sei oder ursprünglich. Diese und viele andere Fragen wirren sich so durch einander, dass es in der That sehr schwer und vielleicht auch für die Zukunft unmöglich ist, völlige Klarheit zu schaffen.

Auch wir dürfen uns nicht unterfangen, hier voreilig aufräumen zu wollen. Wohl aber lassen sich eine Anzahl von Zügen herausfinden, die wenigstens die Begründung einiger allgemeinsten Ansichten gestatten.

Ein solcher ist zunächst der Mangel von Eisen und von roten Blutkörperchen. Er weist darauf hin, dass die Entstehung der Arthropoden nicht vom Süßwasser aus erfolgte, sondern vom Meeresstrande, von marinen Vorfahren, die dieses Fortschrittes in der Sauerstoffüber-

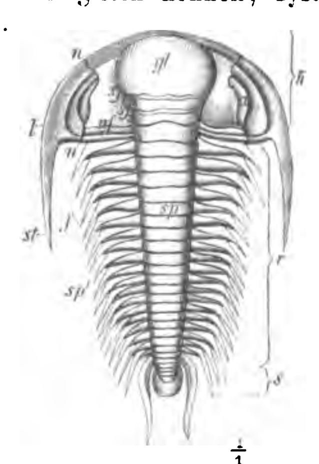
tragung noch entbehrten. Andernfalls wäre der Vorteil bei dem erhöhten Kraftbedürfnis für die Bewegung auf dem Lande schwerlich wieder aufgegeben.

Sodann deutet vieles darauf hin, dass wir zwei allerdings eng zusammenhängende Stämme der Arthropoden zu unterscheiden haben, den der Arachnocariden, der die Spinnen und Krebse umfasst, und den der Pantentoma, der Stelechopoden, Onychophoren, Myriopoden und Insekten, bei denen, außer im Kopfteil, stärkere, über zwei hinausgehende Segmentverschmelzungen nur auf der untersten Stufe vorkommen. Wir wollen versuchen, beiden gesondert nachzugehen.

Vierzehntes Capitel.

Die Arachnocariden.

Über die alten Krebse und Spinnen ist, dem spärlichen Materiale zufolge, das Urteil naturgemäß sehr schwierig, zumal die Gruppen, die wir gleich nennen, systematisch keineswegs durch conservierte Übergänge verbunden sind. Die Spinnen zwar, von denen drei Scorpione bereits im Silur auftauchen, lassen sich von da an ziemlich leicht bis zur jetzigen Fauna herab aneinanderreihen. Aber die Krebse, die hier in Betracht kommen, sind unter einander äußerst verschieden, die Trilobiten, die Gigantostraca und die Xiphosuren.



$\frac{1}{1}$

Fig. 118. *Paradoxides bohemicus* Barr. *gl* Glabella, *sp* Spindel, *r* Rumpf, *s* Schwanzschild, *k* Kopf, *l* Stirnumschlag, *st* Waugenstachel, *a* Auge, *n* Gesichtsnaht, *nf* Nackenfurche, *sf* Seitenfurchen. (Nach STEINMANN-DÖDERLEIN.)

Geologisch die ältesten sind die Trilobiten, die im Cambrium sogar wahrscheinlich als Hauptvertreter einer Tiefseefauna auftreten. Die Beweise, die NEUMAYR zusammenstellt, s. o. Mit dem abyssischen Aufenthalt scheint auch die Erhaltungsform vieler Trilobiten zusammenzuhängen; dass die cambrischen sehr häufig im ausgestreckten Zustande eingebettet wurden, gegenüber der Einrollung der Flachwasserformen des Silur, ist eine Erscheinung, die auf die Abwesenheit der Feinde, speciell der Cephalopoden, in jenen Tiefen zurückgeführt wird. Man mag das moderne Argument gegenüberstellen, welches HENDERSON an den Anomuren des Challengermateriales gewann (183); hier tragen die

Weibchen der Tiefseegalatheiden nur wenige sehr große Eier, gleichfalls ein Hinweis auf geringe Decimierung des Nachwuchses durch Verfolger.

Wenn also schon die cambrischen ältesten Formen den jüngeren silurischen als Tiefseetiere, die von flacheren Wasserschichten hinabwanderten, gegenüberstehen, so folgt zweifellos, dass die Trilobitenentwickelung längst vor jenen ältesten fossilführenden Bildungen stattgefunden haben musste. Und zwar musste sie zum mindesten in flacheren Meeren oder doch in der Litoralzone geschehen sein, da die früher so viel betonte Ähnlichkeit der Trilobiten mit Isopoden, die jetzt für eine Convergenzerscheinung gilt, wenigstens in diesem Sinne gleicher Lebensverhältnisse zu deuten ist (s. u.). Erwähnen möchte ich wenigstens die Auffassung Carl Vogt's, wonach die Trilobiten mit ihren Gangbeinen und ihrer Segmentierung, so gut wie die Asseln mit ihrer Tendenz zum Landleben und ihrer Embryonalentwickelung, den Insekten am nächsten stehen. Es fragt sich somit, ob nicht jene Entwicklungsrichtung, die von der Tiefe der See rückwärts auf den Strand verweist, noch weiter rückwärts auf das Festland führen dürfte. »Die Natur der cambrischen Felsarten, der Sandsteine, Conglomerate und Thonschiefer, beweist wenigstens mit unwiderleglicher Schärfe die Existenz ausgedehnter Landmassen in jener Zeit« (Neumayr).



Fig. 119. *Phacops latifrons* Br. *pf* Palpebralflügel, sonst wie bei der vorigen Abbildung. (Aus Steinmann-Döderlein.)

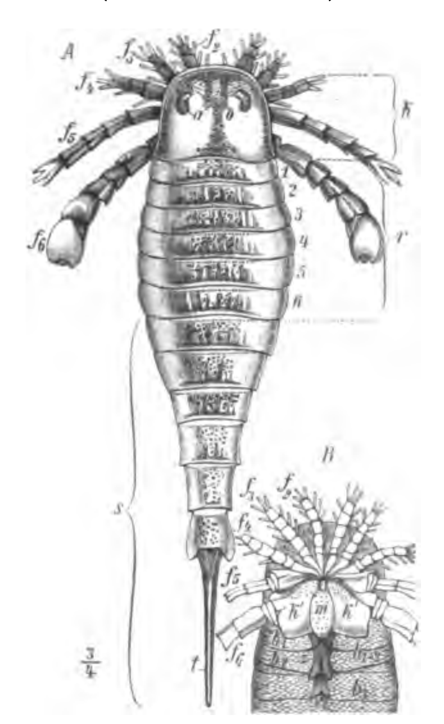


Fig. 120. *Eurypterus Fischeri* Eichw. Obersilur, *B* von unten, *k* Kopf, *r* Rumpf, *s* Schwanz, *a* Augen, *o* Ocellen, *f* Kopfanhänge, *t* Endglied des Schwanzes, *m* Metastom, *k'* Kauplatte des sechsten Fußpaares, *b* Deckel. (Aus Steinmann-Döderlein.)

Lassen wir die Trilobiten jetzt bei Seite und wenden uns jenem uralten, schon in paläozoischen Zeiten wieder ausgestorbenen, noch viel wunderbareren Stamme der Gigantostraca, speciell der Merostomen, zu. Diese zum Teil mannslangen Riesen »erinnern im äußeren Habitus eher an Scorpione als an Crustaceen« (Zittel). Gleichwohl ist zweifellos, dass viele von ihnen gute Schwimmer waren, da namentlich die Ausbildung der letzten Gangbeine zu flachen Ruderorganen nicht anders gedeutet werden kann, so etwa

bei *Eurypterus*, *Pterygotus*, *Slimonia*. *Stylonurus* dagegen war es bestimmt nicht. Ihm fehlen die Schwimmbeine. Er konnte aber nicht einmal nach Art unserer Macruren durch Schläge des Schwanzes sich lebhafter schwimmend bewegen, sondern war wohl ein echter Grundbewohner, vermutlich des Strandes. Größer wird auf der anderen Seite die Scorpionähnlichkeit der *Slimonia* durch die Form des gestachelten Telsons. Immerhin muss festgehalten werden, dass alle diese Tiere Wassertiere waren, da die ersten Abdominalsegmente plattenförmige Beine trugen, mit Kiemen, wie bei den Molukkenkrebsen oder Xiphosuren. Wichtig scheint mir der Schluss, den Zittel aus ihrer Verbreitung herleitet. »Sie kommen im unteren Silur von Böhmen und Nordamerika in marinen Schichten mit Graptolithen, Cephalopoden und Trilobiten, im oberen Silur und im Old red in Gesellschaft von Hemiaspiden, Phyllocariden, Ostracoden und Ganoid-Fischen, in der produktiven Steinkohlenformation mit Landpflanzen, Skorpionen, Insekten, Fischen und Süßwasser-Amphibien vor. Man darf darum annehmen, dass sie anfänglich im Meer, später in brackischem, vielleicht sogar in süßem Wasser lebten.« Ähnlich weist Neumayr auf die höchst beachtenswerte Thatsache hin, dass die Merostomen die ersten Tiere sind, die nicht rein marinen Ursprunges waren. »In den Eurypteriden treten uns zum ersten mal Formen entgegen, von denen es sehr wahrscheinlich ist, dass sie wenigstens nicht alle ausschließlich Meerestiere gewesen sind; wohl tritt ein großer Teil ihrer Reste in rein marinen Ablagerungen und in einer Gesellschaft von Meerestieren auf, andere dagegen und unter ihnen **gerade die großen Pterygoten des Unterdevon** finden sich in Gesteinen, welche sich aller Wahrscheinlichkeit nach in großen Binnenseen abgelagert haben.« Und betreffs dieses old red sandstone heißt es an anderer Stelle: »Vielfach nimmt man an, dass die roten Sandsteine sich in Binnenseen mit süßem oder wenig gesalzenem Wasser abgelagert haben, und für dessen devonische Repräsentanten

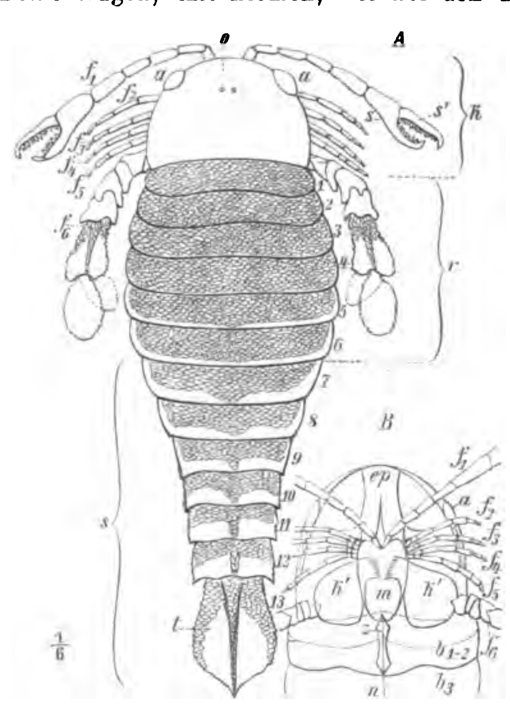


Fig. 121. *Pterygotus anglicus* Eichw. Devon. Erklärungen wie bei der vorigen Figur. *ss'* Schere, *ep* Epistom, *n* Mittelnaht. (Aus Steinmann-Döderlein.)

wird diese Ansicht namentlich von englischen Geologen vertreten .... Vor allem ist zu berücksichtigen, dass die old red-Ablagerungen verhältnismäßig kleiner Bezirke in ihrer Gesteinsentwickelung wie in ihren Versteinerungsresten bedeutend von einander abweichen, woraus man mit einiger Wahrscheinlichkeit schließen kann, dass dieselben in beschränkten Becken abgelagert worden seien. A. Geikie hat sogar die Lage dieser einzelnen Seen nachzuweisen gesucht, wenn auch natürlich nicht deren Abgrenzung in ihrem ganzen Umfange ...«

Diese zweite Auffassung, die uns später (gelegentlich der Fische) wieder beschäftigen wird, verlegt das Auftreten der Merostomen in Binnengewässer, mögen sie süß oder brackisch gewesen sein, noch weiter zurück; denn nach ihr haben nicht nur die carbonischen, sondern schon die des Devons sich in Meeresbuchten oder abgeschlossenen Seen aufgehalten. Von da ist aber nur ein Schritt weiter rückwärts zu einer Auffassung, welche auch im Silur solche Lebensweise vermutet, da es sicher zu jener alten Zeit bereits reiche Land- und in Folge dessen Süßwasserentwickelung gab. Ja es ist nicht verwehrt anzunehmen, dass die ältesten Eurypteriden sogar aus Binnengewässern ins Meer zurückgewandert seien. Die Entwickelung der Schwimmbeine erscheint als ein Zustand höherer Differenzierung, der sich aus dem Gleichmaß der *Slimonia* ableitet, und dass solche Rückwanderung zum

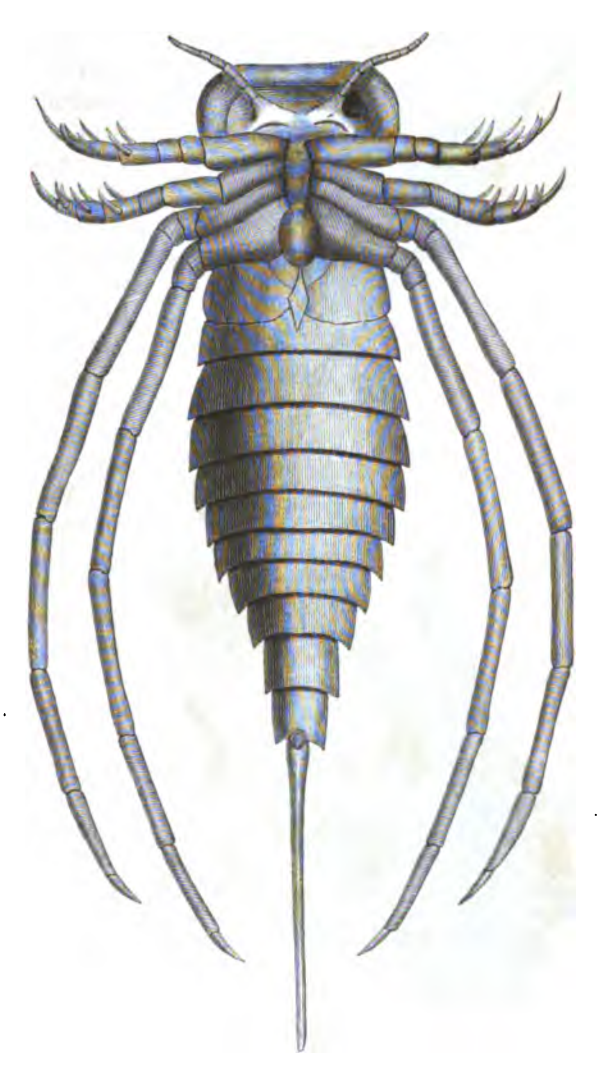


Fig. 122. *Stylonurus*, aus englischem Obersilur. (Aus Neumayr.)

Meeresaufenthalt, falls sie stattfand, die Umbildung von Gangbeinen zu Rudern begünstigen musste, liegt auf der Hand. Man kann hier wohl MORITZ WAGNER's Migrationstheorie, welche, schon in jenen alten Zeiten, aus räumlicher Sonderung die Entstehung der Arten ableiten will, heranziehen und die Isolierung in Buchten und Binnenseen für die Herausbildung jener wunderlichen Riesen fruchtbar machen.



Fig. 123. *Slimonia acuminata.* Aus englischem Obersilur. (Aus NEUMAYR.)

Neuerdings ist auch in Australien *Bothriolepis* mit *Lepidodendron* zusammen in derselben Schicht gefunden worden (383).

Endlich noch ein paläontologisches Urteil, von SCUDDER (in ZITTEL's Paläontologie), der gerade auch auf die hier betonte Verwandtschaft Gewicht legt. »Die Beziehungen der Arachniden zu den Merostomata, sagt er, und die Wahrscheinlichkeit, dass einige der ältesten Myriopoden (s. u.) amphibische Lebensweise führten, machen es wahrscheinlich, dass die Ahnen der Spinnen und Tausendfüßler Wasserbewohner waren, während die beflügelten Urinsekten, wenigstens im Imagozustand, sicherlich auf dem Lande lebten. Ihr Erscheinen ist demnach an jenes der Landpflanzen gebunden.« Wie wenig peinlich man in diesen Beziehungen sein darf und ist, zeigt das Fehlen aller Landpflanzen im Silur, während schon in dessen mittlerer Stufe jene *Palaeoblattina* gefunden wurde. Zudem ist natürlich fraglich, was man unter »Ahnen« zu verstehen habe; dass sie in letzter Instanz Wassertiere und zwar irgendwelche vermutlich längst ausgestorbene Anneliden waren, wird niemand bestreiten; ob aber jene Vorfahren, die schon den Arthropodentypus angenommen hatten (um diese handelt es sich doch bloß), ursprünglich Landtiere waren oder wenigstens Amphibioten, das dürfte zum mindesten discutabel sein.

Einen Schritt näher zur Lösung führen uns vielleicht die Limuliden. Morphologisch durch das Trilobitenstadium (Fig. 125) ihrer frei im Meere

schwimmenden Larven mit diesen, den Trilobiten, wenigstens einigermaßen verknüpft auf der einen Seite, auf der anderen den Merostomen nächstverwandt, weisen sie biologisch entschieden auf früheres Land-

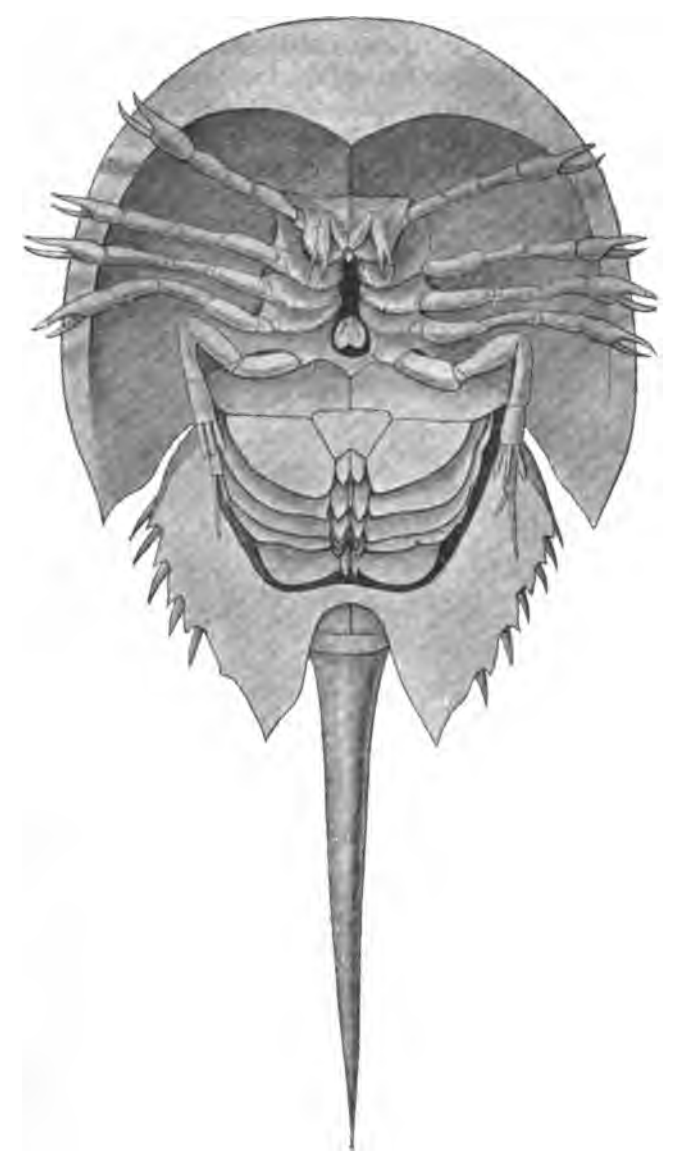


Fig. 124. *Limulus polyphemus*, junges Exemplar von der Bauchseite. (Aus O. SCHMIDT-LANG.)

leben ihrer Vorfahren hin; die Begattung findet auf dem Lande statt, die Eiablage geschieht in der höchsten Flutlinie im Sand. Wie man von unseren Seeschildkröten etwa den terrestrischen Ursprung als selbst-

verständlich ansieht wegen der auf dem Lande vollzogenen Fortpflanzung, so muss man bei den Xiphosuren auf dieses Merkmal um so mehr Gewicht legen, als es ihrer ganzen Organisation, wenigstens der ihrer Atemwerkzeuge, zu widersprechen scheint.

Mit anderen Worten: Die letzten lebenden Vertreter der Xiphosuren, Merostomen und Trilobiten weisen auf das Land zurück. Von den Spinnen aber, und zwar gerade von den ältesten, den Scorpionen und Solifugen, ist nichts bekannt, was irgend eine Beziehung zum Wasserleben andeutete, sie können beinahe als wasserscheue Wüstentiere gelten. Die secundäre Anpassung an die amphibiotische Lebensweise haben zwar viele Arachnoiden erworben, aber doch nur weiter abgeleitete. Und so steht wohl nichts im Wege, den gemeinsamen Arthropodenahnen der Merostomen und Scorpione ein Leben auf damals vielleicht noch sehr feuchtem Lande zuzuschreiben, während nichts darauf hinweist, dass die Scorpione jemals Wassertiere gewesen seien.

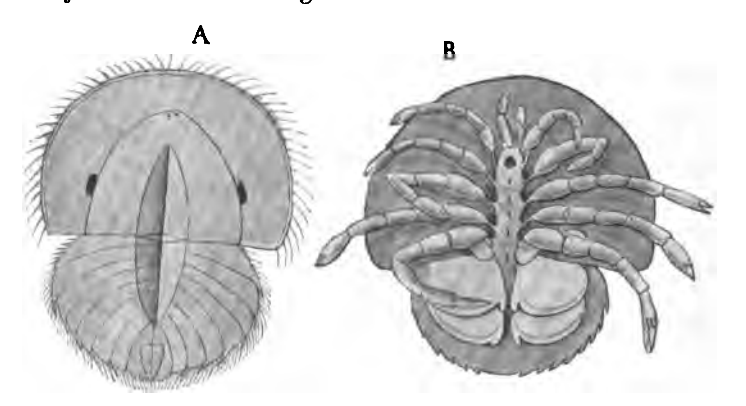


Fig. 125. *Limulus polyphemus* im sogen. Trilobitenstadium. (Aus O. Schmidt-Lang.)

Über Ursprung und Verwandtschaft mag man sich einigermaßen durch die anatomische Vergleichung der lebenden und die Embryogenie ein Bild machen.

Interessant ist es, dass eine große alte Form, *Glyptoscorpius* Peach, von ihrem Entdecker zu den Eurypteriden gestellt wird, während sie Scudder zu den Scorpionen, und zwar zu den Cyclophthalmen rechnet (s. Zittel, Handbuch der Paläontologie).

Scorpione und Eurypteriden haben zunächst die Körperabschnitte, den ungegliederten Cephalothorax, das gegliederte Abdomen und Postabdomen gemeinsam; wenn letzteres bei den Merostomen wechselt und weniger scharf sich vom Abdomen absetzt, so spitzt sich das Telson oder die Schwanzplatte doch nicht selten ähnlich zu, wie der Stachel der Scorpione. Beiden Gruppen kommen mediane Ocellen zu, während die Randaugen der Kruster groß und zusammengesetzt waren, wie beim *Limulus*. Die Gliedmaßen des Kopfbruststückes schwanken zwischen der gegabelten Scherenform, dem gestreckten einfachen Bein und dem

abgeplatteten und verbreiterten Ruder hin und her. Sechs sind bei Xiphosuren und Scorpionen deutlich, bei den Merostomen nur fünf, vielleicht weil das vorderste nur kurze Kieferfühler darstellte, ähnlich wie bei den Scorpionen, nur mehr unter der Kopfkappe verborgen. Das zweite Paar, die sogen. Kiefertaster, trägt bei Scorpionen und Merostomen Scheren; bei Xiphosuren alle, bis auf ein oder zwei Paare bei den Männchen. Jene haben wieder in der Bildung der eigentlichen Kauwerkzeuge mehr Verwandtes mit den Xiphosuren; bei beiden dienen die Hüftglieder als Kauladen, wenn auch bei den ersteren nur einige, und mit einer Umformung, die den Mund mehr nach vorn verlegt. Mehr Schwierigkeiten machen die Abdominalanhänge. Die große Deckplatte der Xiphosuren, das Operculum, fehlt wohl den Scorpionen. An die mit Kiemenfäden ausgestatteten Atem- und Schwimmfüße aber erinnern die nervenreichen Kämme des zweiten Abdominalsegmentes, die einen

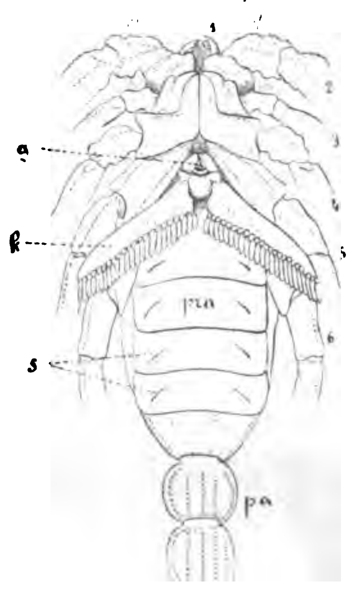


Fig. 126. *Buthus occitanus*. 1—6 Gliedmaßen 1 Cheliceren, 2 Pedipalpen (Scherentaster), *g* Geschlechtsöffnung, *k* Kämme, *pra* Präabdomen, *pa* Postabdomen, *s* Stigmen.

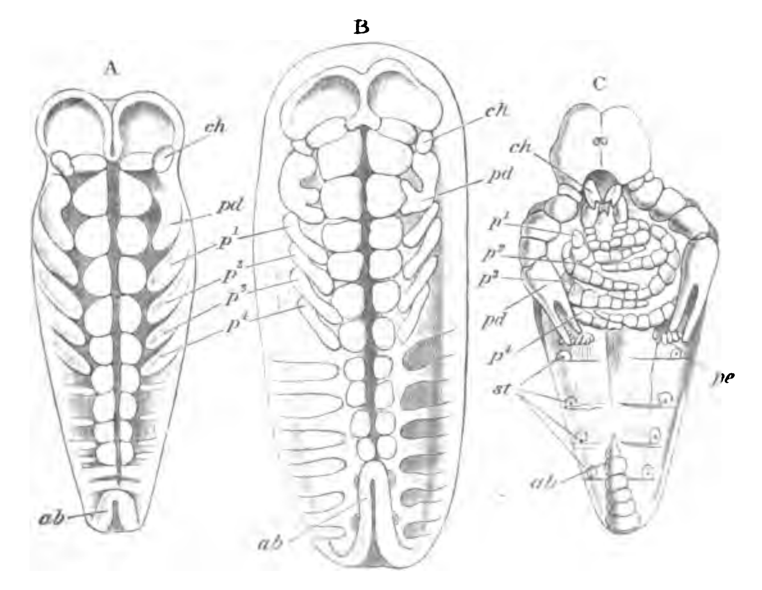


Fig. 127. Entwickelungsstadien von *Scorpio*. Die Embryonen so dargestellt, als wären sie in einer Ebene ausgebreitet. *ch* Cheliceren, *pd* Pedipalpen, *p* Gangbeine, *pc* Kämme, *st* Stigmata, *ab* Postabdomen. (Nach METSCHNIKOFF aus BALFOUR.)

Funktionswechsel durchgemacht haben und entweder nur als Tastwerkzeuge oder auch als Klammerorgane dienen, um die neugebornen Jungen am Leibe der Mutter, auf dem sie umhersteigen, festzuhalten (E. Taschenberg). Klarer wird die Beziehung bei den Embryonen der Scorpione, welche anfangs auch an den vier nächsten Abdominalringen, wo die Respirationsbeine beim *Limulus* sitzen, Anlagen von Gliedmaßen zeigen. Sie verschwinden indes wieder gleichzeitig mit der Einstülpung der vier Paare von Lungensäcken oder Fächertracheen. Neuerdings hat Jaworowski noch auf einen Zug aufmerksam gemacht, welcher die Embryonen einer Tarantelspinne (Fig. 128) mit den Krustern verbindet, nämlich die Spaltung der Extremitäten in Endo- und Exopodit (417). Sehr wichtig ist endlich noch die Übereinstimmung des Kreislaufs bei Scorpionen und Limuliden, er geschieht bei beiden durch ein wohl entwickeltes Herz und geschlossene Adern, die nur an manchen Stellen sich zu Sinus erweitern, daher man sie bei der nahen Beziehung zwischen Blut und Atmungswerkzeuge als Hämatobranchien zusammengefasst hat.



Fig. 128. Kiefertaster eines Embryo von *Trochosa singoriensis* Laxm. *en* Endopodit, *ex* Exopodit, *c* Hüfte, *h* Haare. (Nach Jaworowski.)

Somit bezieht sich die Übereinstimmung der altertümlichen Geschöpfe auf eine Summe von Merkmalen, welche sie ohne weiteres zu vereinigen und aus gemeinsamer Wurzel abzuleiten auffordert. Welches war diese? Niemand wird wohl an anderes denken als an Anneliden, und zwar, wegen der Herausbildung der für die Entwickelung der Gliedmaßen notwendigen Parapodien, an die marinen Polychäten. Dabei fällt es aber sogleich auf, dass unseren Spinnenkrebsen alle Rückenanhänge fehlen, daher wir nur Anneliden mit einer Reihe von Parapodien, und zwar neuralen, heranziehen können oder solche, bei denen keine scharfe Sonderung eingetreten ist. Es dürfte sich wohl noch nicht verlohnen, jetzt schon unter den recenten auf solche zu fahnden. Möglich, dass sie den Oligochäten noch in einer Beziehung näher standen, d. i. in der Festigkeit der Ausbildung und Lage der Genitalien in einer gewissen Entfernung vom Vorderende; die Geschlechtsöffnungen mögen bei Lumbriciden, Scorpionen und Gigantostraken ungefähr dieselbe Lage haben. Darf man hier daran erinnern, dass noch bei den Weberknechten der Hoden meist auch Eier ausbildet, also auf alten Hermaphroditismus deutet, wie er für die Oligochäten so typisch?

Ein anderer anatomischer Hinweis auf die Verwandtschaft mit den Anneliden sind die Coxaldrüsen von *Limulus*, *Scorpio*, *Epeira*, *Phalangium* u. a. Mögen sie nach außen durchbrechen oder nicht, sie scheinen nichts anderes zu bedeuten, als Homologa von Parapodial- oder Borsten-

drüsen der Gliederwürmer. Das wird gestützt durch die Thatsache, dass sie nur da sich erhalten haben, wo auch die Beine voll entwickelt sind, aber an den Ringen fehlen, die keine Gangbeine tragen.

Hier mögen wir einen Augenblick Halt machen und fragen, warum diese ganze Erörterung? Da über den ersten Ursprung der alten Arachnocariden doch nichts sicheres auszumachen, warum dann einer Theorie das Wort reden, für die sich, wenn das Vorstehende auf Beifall rechnen darf, im besten Falle ein hoher Grad von Wahrscheinlichkeit herausrechnen lässt?

Die Antwort ist einfach genug. Wenn die zumeist herrschende Annahme, dass die gemeinsamen und speciellen Ahnen der Scorpione und Merostomen im Wasser entstanden, Geltung behält, so wird man immer auf die Begründung ihrer Morphologie anders als einem allgemeinen Kampf ums Dasein und den Vorteilen höherer Leibesdifferenzierung zufolge verzichten müssen, und es ist wohl auch noch kaum versucht worden, die Brücke zwischen Anneliden und unseren Tieren theoretisch herzustellen.

Umgekehrt leistet die Hypothese, welche die Vorfahren bereits auf dem Lande sucht, nach vielen Richtungen, wie mir scheint, die besten Dienste, um eine Reihe dunkler Verhältnisse (natürlich bei weitem nicht alle) aufzuklären; diese sind einmal der Mangel von Übergängen zwischen jenen alten von uns besprochenen Gruppen; sodann wird uns erlaubt, den Wechsel des Mediums für die Umbildung des Integumentes, die Verschmelzung einzelner Panzerstücke, die mechanische Herausbildung der Extremitäten und die histologische Weiterbildung der Musculatur verantwortlich zu machen, in einer Weise, die mit Klarheit und Präcision arbeitet und daher wohl für sich selbst spricht.

Am Integument ist die früher eingeleitete Chitinisierung der Anneliden durch erneuerten Einfluss der Atmosphäre so weit durchgeführt, dass auch die letzten Reste des Wimperkleides getilgt sind, äußerlich und innerlich, am Darm, an den Segmentalorganen, an den Genitalien. Überhaupt ist es ein Grundcharakter des Arthropodentypus, der auf uralte und ursprüngliche Landanpassung hinweist, dass alle die Einrichtungen, die am besten auf Rechnung der terrestrischen Lebensweise gesetzt werden können, mit der größten Energie den ganzen Organismus durchdringen; man mag den geringeren Körperumfang dafür heranziehen oder ein besonderes correlatives Wachstumsgesetz vermuten, das bei dieser Gruppe aus noch unerklärten Gründen die Herrschaft führte. Es zeigt sich diese Consequenz, wie in der Haut, so in allen mit der Locomotion zusammenhängenden Körperteilen, wie man denn mehr als einmal die Gliedertiere als Bewegungsmaschinen in erster Linie bezeichnet hat.

Als Grundlage des Bewegungsapparates bieten sich in den noch ungegliederten Fußstummeln oder Parapodien mariner Borstenwürmer das erste Mal Anlagen dar, die einer energischen Weiterbildung fähig sind. Die stärkere Chitinisierung ihrer Cuticularschicht erheischt Knickung.

Sobald dadurch Gliederung gegeben ist, die zugleich eine Sonderung der subcutanen Musculatur in getrennte Bündel in sich schließt, liegt an Stelle des plumpen ungegliederten Parapodiums ein Mechanismus vor, der sich zu einer ausgiebigen Locomotionsmaschine durch einfache Verschiebung der gegenwärtigen Längenverhältnisse sehr leicht verwerten lässt. Während das Parapodium im Wasser im besten Falle als kurzes breites Ruder durch entsprechenden Besatz mit Borsten und Chitinplatten ausgenutzt wird, geben die Abschnitte des gegliederten Beines Hebel ab, die, lediglich als Stützen gegen den Boden gebraucht, um so besser fördern, je länger die einzelnen Hebelarme werden. Man muss stets die Bedeutung des in der Luft zu bewegenden absoluten Körpergewichtes im Auge behalten, um zu verstehen, dass diese Hebelarme nur bei einer gewissen Festigkeit genügend zu wirken im Stande sind, woraus die Starrheit ihres Hautskeletes als notwendige Forderung für ihre Leistungsfähigkeit sich ergiebt.

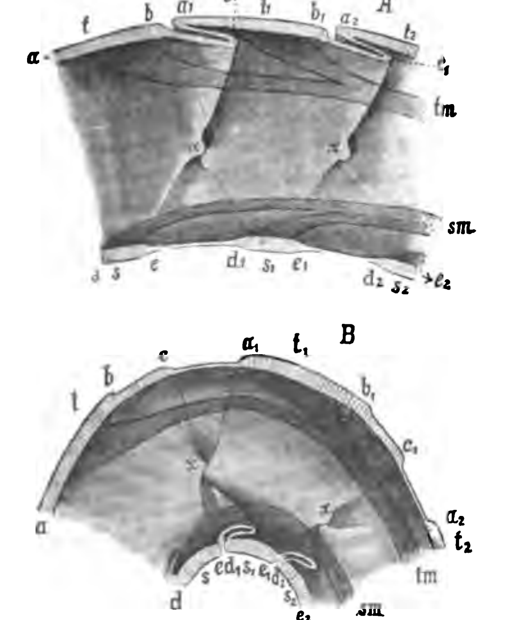


Fig. 129. Bewegungsmechanismus im Abdomen des Flusskrebses, *A* in Streckung, *B* in Bewegung. *t* Rücken-, *s* Bauchskelet, *x* Angelpunkt, *b*, *c* Gelenkfacetten, *ca*, *ed* Gelenkhäute, *tm* dorsaler, *sm* ventraler Längsmuskel. (Nach LANG.)

Sobald der Wurm zum Landtier mit Gliederbeinen geworden ist, kommt ein anderes statisches Moment hinzu, das nicht ganz leicht zu beurteilen ist. Es betrifft das natürliche Bestreben, den Vorderkörper vorwärts zu bringen und das Hinterteil nachzuziehen. Die Schwierigkeit liegt im Vergleich mit den Quadrupeden, die zumeist einem weit zurückliegenden hinteren Extremitätenpaare die Hauptleistung bei der Locomotion zuweisen. Es scheint indes, als wenn hier ein anderer Faktor in Betracht komme. Eine solche Verlegung der Hauptstützpunkte ist nur möglich, wenn eine genügende Starrheit des zwischen den Gliedmaßen gelegenen Leibesabschnittes gegeben ist. Bei den Wirbeltieren wird sie erreicht durch die knöcherne Wirbelsäule; auch bei ihnen wird, so lange die Verknöcherung noch nicht eingetreten ist, lediglich die Vorderextremität gekräftigt (s. u.). Bei den Arthropoden bleibt die intersegmentale Verbindung der Hautchitinringe zu locker, als dass eine Reihe von ihnen als genügend starrer Cylinder nur vorn und hinten gestützt und vorwärts geschoben werden könnte. Denn wenn nur einige Beugungs-

fähigkeit bestehen bleiben soll, müssen notwendigerweise die Ränder zwischen den Hartteilen viel ausgiebiger und daher dehnbarer sein, als bei einer inneren Säule von geringem Querschnitt.

Hieraus erklärt es sich, dass entweder alle oder nahezu alle Segmente in der ganzen Länge des Leibes ihre Extremitäten ausbilden oder, wenn Arbeitsteilung eintritt, nur die vorderen. Jener erste Fall mochte die Trilobiten betreffen, bez. ihre terrestren oder wenigstens in der Uferzone nur wenig über der Wasserlinie lebenden Vorfahren, der letztere die Scorpione, Merostomen und Xiphosuren. Mit anderen Worten, es erscheint keineswegs notwendig, die Xiphosuren auf dem Trilobitenstadium von echten Trilobiten mit lauter Gangbeinen, auch am Abdomen, abzuleiten. Vielmehr kann man sich sehr wohl vorstellen, dass die beiden Stämme bereits auf einer Stufe der Entwickelung auseinandergegangen wären, auf der die Parapodien noch kurze, kaum gegliederte Stummel waren. Die Trilobiten hätten sich von hier aus abgezweigt unter gleichmäßiger Ausbildung aller Fußstummel zu Gangbeinen, die Scorpione und Merostomen hätten nur die vorderen Paare kräftig weiter entwickelt und den Hinterleib nachgeschleppt. Die Trilobiten mussten dann, zur Wasseratmung zurückkehrend, vielleicht unter Zunahme des Körperumfanges im Wasser erst recht dazu genötigt, secundär Kiemen erwerben, die am vorteilhaftesten, des durch die Gliedmaßenbewegung erregten Wasserstromes halber, an den Beinen hervorsprossten. Deren Wucherungen teilten sich in Epipodit und spirale Kiemenfäden, beide vielleicht auf derselben Grundlage beruhend, so dass die Epipodite bloß abgelenkte oder auch die ursprünglichen, später nicht mehr ausreichenden Atemorgane darstellten. Bei den Scorpionen und Merostomen gingen die abdominalen Fußstummel nicht über die ungegliederte Gestaltung hinaus, sie bildeten sich bei jenen ganz zurück, während sie sich bei den Krustern, wenigstens die vorderen Paare, zu den plattenförmigen, mit Kiemenfäden versehenen Pleopoden umwandelten. Auf diese Weise wären diese Deckfüße jedenfalls am einfachsten und, wie mir scheint, am ungezwungensten zu erklären. Und wer das biogenetische Grundgesetz scharf betonen will, müsste in den kleinen, während ihres kurzen Bestehens ungegliedert bleibenden Abdominalfüßen eben den Beweis erblicken, dass sie niemals gegliedert gewesen wären, oder dürfte wenigstens nicht folgern, jene Stummel wären notwendigerweise Reste einst höher entwickelter Gliedmaßen.

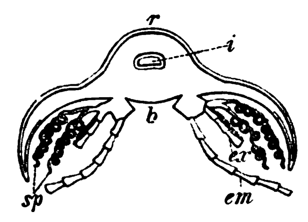


Fig. 130. Querschnitt eines Trilobitenrumpfgliedes. *r* Rücken, *b* Bauch, *i* Darm, *em* Endo-, *ex* Exopodit, *sp* spirale Anhänge (Kiemen). (Aus Steinmann-Döderlein.)

Es ist nach der embryonalen Entwickelung und der Anatomie noch dunkel genug, wie die Atemwerkzeuge der Scorpione, die sogenannten Lungen oder Fächertracheen, zu Stande gekommen sind. An den Segmenten, welche die vier Stigmenpaare tragen, sind eben anfangs jene

Stummelbeine angelegt; sie verschwinden gleichzeitig mit der Einstülpung der Lungen. Hat man sich vorzustellen, dass zunächst der amphibiotische Wurm, da er auf dem Lande Darmatmung nicht anwendete, durch die ganze Haut respirierte? Dass er mit deren Verdickung nur eben jenen hinteren Parapodien, die bei der Bewegung weniger gebraucht wurden, an der feuchten Unterseite den Gaswechsel überließ und diese dünneren Säckchen schließlich schützend einstülpte? Oder hat man an umgewandelte Borsten-, bez. Coxaldrüsen der Beine zu denken? Der Blutlauf der Anneliden, welche an Parapodien Kiemen entwickeln und ihnen die den Darm umfassenden Gefäße zusenden, würde wohl mehr für die erstere Eventualität sprechen. Jedenfalls scheint festgehalten werden zu müssen, dass der noch so gut geschlossene Kreislauf der Scorpione am besten an den der Ringelwürmer anknüpft. Und auch die Thatsache, dass Abdominalfüße nur so weit angelegt werden, als nachher Lungenöffnungen vorhanden sind, weist doch wohl auch auf die respiratorische Funktion dieser Beine und auf ursächlichen Zusammenhang zwischen Hinterleibsfüßen und Lungen hin.

Auf solche Beziehung scheint auch das Fußpaar am zweiten Abdominalsegment, das zu den Kämmen wird, hinzudeuten. Die Oberflächenvergrößerung, die sich in ihnen kundgiebt, mag anfangs im Interesse der Atmung gelegen haben. Jetzt haben sie andere Aufgaben übernommen (s. u.).

Mit der Herausbildung der Gangbeine geht ein statisches Moment Hand in Hand. Ihre Verlängerung erlaubt dem Tiere, vom schleppenden Kriechen zu wirklichem Schreiten und Laufen überzugehen, mit vom Boden abgehobener Bauchfläche. Das fordert aber eine andere Lastverteilung des Hinterleibes. Der Schwanz wird dünn und leicht, die Masse der Eingeweide zieht sich auf den Teil des Hinterleibes zurück, der innerhalb der von den rings ausstrahlenden Beinen umschriebenen Fläche zu liegen kommt, so dass der Schwerpunkt der Körpers nunmehr auf derselben ruht. Damit hängt aber wahrscheinlich auch die Aufwärtskrümmung des Schwanzes zusammen, und die Giftdrüse im Telson, die immer über dem Rücken bereit gehalten wird, um entweder den Feind oder die von den Scheren in die Höhe gehaltene Beute zu stechen, ist vielleicht nicht das Primäre, sondern ihre Entwickelung geht als eine Anpassung und Ausnutzung der notwendigen Körperhaltung mit den mechanischen Anforderungen Hand in Hand. Inwieweit auch die Entstehung der auf der Mitte des Abdomens gelegenen Hauptaugen mit solcher eigentümlichen Behandlung der Beute zusammenhängt, so dass auch die der Merostomen ursprünglich auf die Lebensweise der Scorpione zurückzuführen wäre, das bleibt freilich mehr der willkürlichen Phantasie überlassen. Bemerken darf man immerhin, dass die dorsalen Augen bei manchen Eoscorpioniden, wie man die alten Formen genannt hat, oft weiter vorn lagen und namentlich bei *Cyclophthalmus* sehr groß waren, so noch mehr an die Eurypteriden erinnernd.

Mit dem Fortschritt aber zur freieren Locomotion vollzieht sich die

Verschmelzung der vorderen Leibesringe zum ungegliederten Cephalothorax, da die gegenseitige Verschiebung nicht mehr vonnöten, in dem gefestigten Skelet aber den Muskeln ein um so besserer Angriffspunkt gegeben ist.

Ein sehr ursprünglicher Zug liegt wohl in dem langsamen, vermutlich über eine Reihe von Jahren ausgedehnten Wachstum der Scorpione, die sich darin von den Jahreszeiten unabhängig machen, obwohl sie eine zwar verborgene, aber keineswegs unterirdische Lebensweise führen. Reicht doch ihre Entstehung in Zeiten zurück, für welche auch die moderne Geologie noch das früher viel weiter hinaufgeführte Gleichmaß des Klimas auf der ganzen Erde zulässt. Die scharfe Begrenzung der ganzen Klasse auf warme Länder, die Verkümmerung des Umfangs an den Grenzen in der gemäßigten Zone, verlangt die Annahme, dass sie von Anfang an auf warmem Boden entstanden, wie denn die geographische Verbreitung ihrer marinen Geschwister, der Xiphosuren, genau damit übereinstimmt.

Wahrscheinlich darf man auch die Fortpflanzung durch lebendige Junge als ursprüngliche Folge des Landlebens betrachten (ähnlich wie bei den Paludinen im Süßwasser). Die zarten Jungen waren unfähig, das veränderte Medium ohne weiteres zu ertragen. So oft auch die Zurückbehaltung der Eier im Leibe der Mutter als secundäre Schutzeinrichtung im Tierreiche erworben sein mag, bei den Scorpionen fällt sie zu deutlich mit dem enormen Alter zusammen, als dass man sie nicht ohne weiteres auf den Einfluss des Landlebens setzen sollte.

Aus dem allen folgt natürlich die Annahme, dass die Entstehung der Scorpione und Merostomen als Landtiere sich nicht schroff vollzogen hat, sondern sehr allmählich von amphibiotischen Zuständen aus.

Fünfzehntes Capitel.

Die Entstehung der quergestreiften Muskulatur.

Die Annahme, dass die sämtlichen Arthropoden ihre Entstehung lediglich der Anpassung an das Land verdanken, erklärt mit einem Schlage die an und für sich wunderbare Thatsache, dass sie durch und durch die höchste Leistungsfähigkeit der Muskeln erreicht haben, sie besitzen nur quergestreifte Fasern,*) die sonst nur noch, nach Ver-

*) Glatte Fasern, an Hautkiemen von Insekten, sind eine seltenste Ausnahme. Ist auch das atavistisch?

breitung in größeren Gruppen wenigstens, die Vertebraten auszeichnen. Gerade der Umstand, dass der Unterschied zwischen der glatten und quergestreiften Faser nur ein gradueller ist, dass nach den neuesten Untersuchungen auch die glatte Faser aus feinen Längsfibrillen besteht, dass diese Fibrillen, früher ein Gegenstand heftiger Controverse, jetzt als überall vorgebildet sich gezeigt haben, so dass z. B. ein Nematod, ein Muskelschmarotzer, seine Bewegungen innerhalb der Faser nur durch Verschiebung dieser Fibrillen ermöglichen kann, dieser Umstand erleichtert das Verständnis. Die Thatsache, die wir Eimer verdanken, dass die Flügelmuskeln der überwinterten Fliegen im Frühjahr, so lange sie noch nicht wieder in Thätigkeit gewesen sind, aus glatten Fasern sich aufbauen, die selbstverständlich beim Gebrauch sogleich quergestreift werden, erläutert den Übergang unmittelbar. Beispiele bei anderen Tieren kennen wir genug, in denen ein Ansatz zu gleicher Vervollkommnung genommen wurde, jene eigentümlich kreuzstreifigen Fasern bei Würmern oder im Schlundkopfe der Schnecken, bei denen der Nachweis des Fibrillenaufbaus Engelmann's intensiver Ausdauer glückte (185), den Faden im Vorticellenstiel, Schwimmmuskulatur von Cölenteraten und Thaliaceen, den Schließmuskel von *Pecten* und *Lima*, die Längsmuskelstämme der Sagitten. Und doch wurde diese energische Umbildung nirgends vollkommen durchgeführt. Immer und immer sehen wir die Forscher, welche das Problem der lebendigen Kraftentwickelung, der schwersten eins, an dem geeignetsten, differenziertesten Material zu ergründen sich anschicken, zu den Gliedertieren greifen.

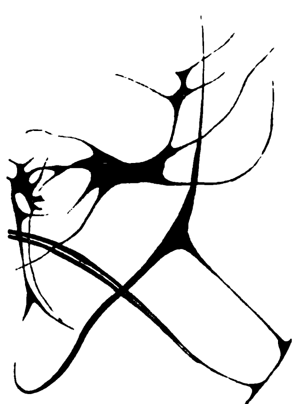


Fig. 131. Glatte Muskelfasern. (Frei nach Flemming.)

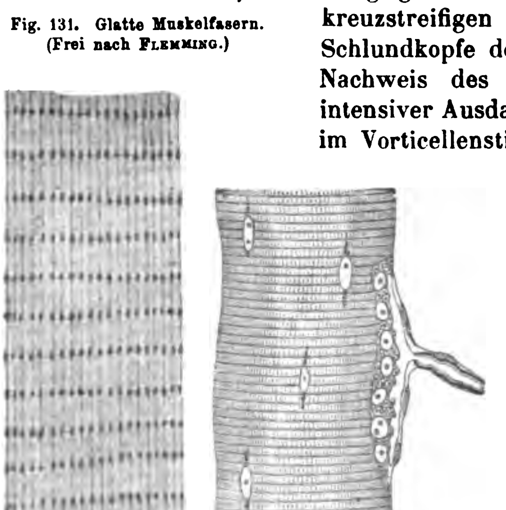


Fig. 132. Quergestreifte Muskelfasern. (Aus Lang.)

In der That, hier muss eine sehr schwerwiegende mechanische Ursache vorliegen, wie sie eben nur in der Bewegung auf dem Lande gegeben ist. Das Hantieren mit dem zu bewegenden Gesamtgewicht, sei es eines Körperteiles sei es des ganzes Leibes, wie es der Aufenthalt in der Atmosphäre fordert, ist, so zu sagen, eine unausgesetzte turnerische Übung, die zur Kräftigung der Muskeln führt. Es ist richtig, auch der Schließ-

muskel der *Tridacna*, vielleicht der leistungsfähigste bei wirbellosen Wassertieren, ist einer so enormen Kraftäußerung fähig, dass ein zwischen die Schalen geratenes Tau unter Umständen durchschnitten wird, und das Gewicht der dichten Kalkschalen kann bis etwa zwei Centner steigen, so dass bei dem specifischen Gewicht des Kalkes, das dem des Fleisches so bedeutend überlegen ist, eine große Last bewegt werden muss. Sie wird noch gesteigert durch den Widerstand des aus den Schalen auszupressenden Wassers, der bei der Schnelligkeit, mit der die Schalen geschlossen werden, hoch anzuschlagen ist, jedenfalls in der Zeiteinheit viel höher, als etwa bei dem langsamen Kriechen oder Schwimmen der meisten niederen Wassertiere. Und dennoch reichen die Verhältnisse nicht an die der Landbewegung heran, einmal weil solche starke Contraktion nur seltner gefordert wird, und zweitens, weil eine viel größere Menge von Muskelfasern vorhanden ist, relativ genommen. Die rhythmischen Schwimmatembewegungen von Quallen und Salpen mögen eine ähnliche Stufe der Faserdifferenzierung bewirkt haben, wie unser Herzschlag. Der Arthropodenkörper mit seinem äußeren Skelet macht eine neue Schwierigkeit, denn er stellt nur einen beschränkten Raum für die innere Muskulatur zur Verfügung. Dieser wird durch die Forderung, zum mindesten bei Charniergelenkung zwei Antagonisten anzubringen, noch auf die Hälfte reduciert, abgesehen von der Notwendigkeit, für die übrigen Organe noch freien Raum zu lassen.



Fig. 133. Schere eines Amphipoden mit ihrer Muskulatur. (Nach Fritz Müller.)

Die Beschränkung wird noch dadurch gesteigert, dass das geschlossene Rohr dem Querschnitt des contrahierten Muskels eine Schranke setzt. Dabei wächst der Anspruch an die zu entwickelnde Kraft proportional mit der Hebellänge der Gliedmaßenabschnitte, dem wichtigsten Fortschritte der terrestrischen Locomotion. Zwar sehen wir häufig genug den Querschnitt der Chitinringe unter dem Zwange besonderer Kraftforderungen sich erweitern, in der Krebs- und Scorpionschere, bei den großen Köpfen der Kriegerkasten unter Ameisen und Termiten und in tausend anderen Fällen, aber alle solche Anpassungen der Körperform an die Muskelleistung können sich doch bei der Festigkeit des Hautskelets nur langsam vollziehen und haben notwendigerweise bald ihre Grenze, da z. B. unser Biceps von jedem Individuum durch gehörige Übung in nicht vorbegrenzter Weise gesteigert werden kann. Es kommt noch ein weiterer Punkt hinzu. Die strenge Zerlegung des gesamten, rings geschlossenen Hautskeletes in eine Anzahl von Ringen, die lauter starre Hebel darstellen, schließt jede, ich möchte sagen, weichere Contraktion aus, alle

Muskeln fassen unmittelbar mit beiden Enden an Skeletstücken an, gegenüber z. B. allen Hautmuskeln, der Bauchpresse, der Gesichtsmuskulatur des Säugetierleibes. Kurz, der ganze Arthropodenkörper stellt eine so scharfe, harte Bewegungsmaschine vor, dass jede Anstrengung, die auf die Bewegung auch nur eines Körperteiles abzielt, sogleich die höchste Exaktheit der Contraktion erheischt (188). Ich glaube, man muss diese Verhältnisse ins Auge fassen, um die durchgreifende Bedeutung der Locomotion der Gliedertiere für die Muskulatur zu verstehen, um einen Anhalt für die Beurteilung auch der merkwürdigen Thatsache zu gewinnen, dass sämtliche Gliedertiermuskeln, auch die für die vegetativen Funktionen, quergestreift sind. Die Querstreifung der Darmmuskelfasern z. B. wird nur als eine Art von Correlation aufzufassen sein. Die unausgesetzte hohe Übung hat die Arthropoden zu so energischen Akrobaten umgewandelt, dass sie gar nicht mehr im Stande sind, irgend eine Bewegung, auch da wo eine langsamere vielleicht vorteilhafter erscheinen würde, anders als stürmisch zu vollziehen. Freilich kann man dafür noch einen anderen Gesichtspunkt zur Erklärung heranziehen, die Intensität des Stoffwechsels, die zur Unterhaltung dieser Kraftmaschinen gefordert wird. Beide Momente vereinigen sich anscheinend, um die durchgreifende Umwandlung der gesamten Arthropodenmuskulatur zu erzeugen. Aber die beiden hängen aufs innigste mit der terrestrischen Lebensweise zusammen.*)

Sechzehntes Capitel.

Der Stamm der Spinnen.

Im 14. Cap. wurden schlechtweg die Scorpione mit den alten Krebsen zusammengestellt, als älteste Landtiere aufgefasst und von Anneliden abgeleitet. Das ist selbstverständlich nur in den allgemeinsten Umrissen möglich, von einem Wurme mit homonomen Segmenten, — denn an einen solchen hätte man vermutlich zu denken und nicht an solche mit großen Differenzen der Metameren — bis zur Heteronomie des Scorpionleibes, vom einfachen Parapodium bis zum Gangbein oder gar bis zur Sonderbildung der Schere der ersten und zweiten Gliedmaße ist noch ein weiter Weg, ebenso wie vom Scorpion zum *Eurypterus*, von diesem zum *Limulus*, und von der Limuluslarve bis zum

*) Dem durchgreifenden Einfluss der Differenzierung von der motorischen Muskulatur auf die vegetative kann man die innere Begrenzung der Cutis durch ein feines Cuticularhäutchen bei manchen Insekten an die Seite setzen.

Trilobiten. Alle diese uralte Gesellschaft hat so gemessene Distanzen zwischen ihren Hauptgruppen, dass der Hypothese notgedrungen viel Raum bleibt. Wir haben daher auch nur im allgemeinen den Scorpion ausersehen, um an ihm die durch das Landleben hervorgerufenen Umbildungen des früheren Gliederwurmes uns klar zu machen, unbekümmert um die Frage, ob nicht ein anderes Gliedertier zu solcher Erörterung dienlicher gewesen wäre und vielleicht auch mehr descendenztheoretische Berechtigung gehabt hätte. So sehr man darüber schwanken mag und so sehr es scheinen kann, als ob die Scorpione nur ihrer Ähnlichkeit mit den Merostomen zu Liebe zuerst herangezogen wären, um den letzteren die terrestrischen Vorfahren zu imputieren, — so darf doch umgekehrt behauptet werden, dass nach allen oder doch den herrschenden Ansichten der modernen Zoologie in der That die Scorpione unter allen lebenden Arachniden den ursprünglichsten Habitus haben. Man kann höchstens bei den nächstverwandten Solpugen und Pedipalpen, vielleicht auch bei den Chernetiden oder Bücherscorpionen noch einzelne atavistischere Merkmale herausfinden, aber eben auch nur einzelne.

Das Grundprincip, nach welchem sich die Umwandlung der verschiedenen Spinnentiere vollzieht, ist eine fortschreitende Verschmelzung von Ringen, wie sie am Scorpionleibe im Kopfbruststücke hervortritt, und eine Reduktion des Hinterendes, wie sie bei dem Schwanz oder Postabdomen desselben in der Verschmälerung und Verengerung des einzelnen Segments sich kundgiebt. Zum guten Teil scheint sogar dessen Dreiteilung in Cephalothorax, Prä- oder Postabdomen oder Pro-, Meso- und Metasoma festgehalten zu werden, wie sich im Einzelnen zeigen wird.

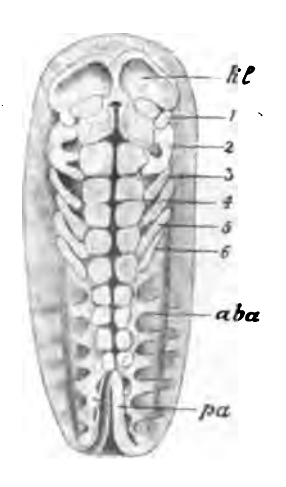


Fig. 134. Scorpionembryo. *kl* Kopflappen, *1-6* Extremitäten, *aba* abdominale Extremitätenanlagen, *pa* Postabdomen.

Auf das Kopfbruststück scheinen sieben Segmente zu kommen, und zwar durchweg. Anatomie und Embryonalanlage sprechen dafür. Sechs Segmente tragen die Extremitäten, das siebente, ohne alle Anhänge, liegt vor dem Munde. Man sieht zuerst die Scheitellappen, die nachher zur Hauptsache das Hirn bilden, als vorderstes Segment abgeschnürt. (Vergl. unter anderen die neueste Bearbeitung [200], in der auf eine große Verschiedenheit der Entwickelung je nach der Dottermenge hingewiesen wird). Alle Versuche, von den Scheitellappen aus Antennen nachzuweisen, sowie die Bemühungen, die Oberlippe oder das Rostrum (dem Epipharynx der Insekten zu vergleichen) als aus verschmolzenen Gliedmaßen zusammengesetzt darzustellen, scheinen als gescheitert angesehen werden zu müssen, so dass wir es mit einem sehr einfachen Prosoma zu thun haben.

Allerdings darf da die wichtige Arbeit von Jaworowski nicht übergangen werden (417), der ganz neuerdings nachgewiesen hat, dass auch bei Spinnenembryonen Antennen noch vorkommen können. Er fand solche bei einer der größten europäischen Taranteln, *Trochosa singoriensis* Laxm. (Fig. 135 *a*, *b* und *c*). Ob freilich die Annahme, die Antennen seien in Folge der Art, die Beute durch Springen oder durch Netze zu erhaschen, verkümmert, richtig ist, muss angesichts der Scorpione vielleicht dahingestellt bleiben.

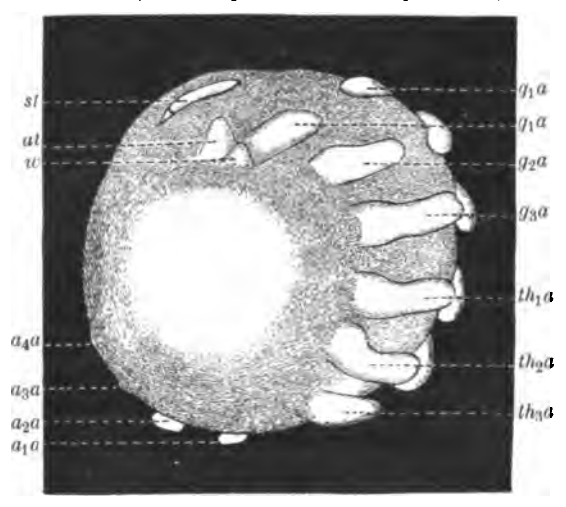


Fig. 135 *a*.

Fig. 135 *a*, *b* und *c*. Embryonen von *Trochosa singoriensis*. *a* jüngste Form vom dreizehnten, *b* ältere vom fünfzehnten Tage, *c* Vorderende in Flächenansicht. *st* Stomatodaeum, *kl* Kopflappen, *ol* Ober-, *ul* Unterlippe, *at* Antenne, *w* wallartig verdickter Grubenrand, g_1a Oberkiefer (Kieferfühler), g_2a und g_3a Unterkiefer (Kiefertaster und erstes Beinpaar), th_1a-th_3a Thoracalanhänge (zweites bis viertes Beinpaar), a_1a-a_4a Abdominalanhänge, *x* starke Einschnürung, *en* Beginn der Endopoditbildung. (Nach Jaworowski.)

Das Mesosoma, Präabdomen oder Abdomen besteht aus sieben Ringen, die oft provisorische Anhänge tragen, sowie in den bei weitem meisten Fällen die Atemöffnungen und den Genitalporus.

Das Metasoma oder Postabdomen, der Schwanz der Scorpione, bei diesen aus fünf Gliedern und dem Giftstachel bestehend, ist früher als solcher verschmälerter Teil vorhanden auch bei solchen Formen, deren ausgebildete Gestalt nichts mehr von der Verjüngung erkennen lässt.

Eine Schwierigkeit macht nur das Seg-

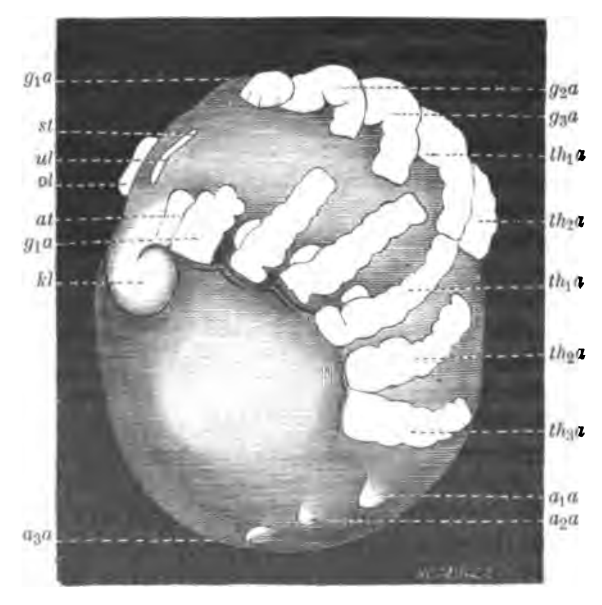


Fig. 135 *b*.



ment mit dem Giftstachel, der hinter dem After liegt. Ist es ein ursprünglich selbständiger Ring oder eine nachträgliche Abgliederung? Mit anderen Worten, darf man eine Verlagerung des Afters auf das vorletzte Glied annehmen? oder muss es für alle Arthropoden als Gesetz gelten, dass der After dem letzten Segmente angehört? Mir scheint diese zweite Annahme unbegründet, vielmehr, wie bei manchen Spinnen eine Reduktion der Ringzahl eintritt, anfangs ein wahrscheinlich viel höherer Numerus vorhanden gewesen zu sein. Dann aber ist der vielgliedrige fadenförmige Schwanzanhang des *Telyphonus* gleichfalls ein Rest einer alten, wahrscheinlich vom Darm mit durchsetzten Leibesabteilung. Darauf deutet auch die Form seiner Abdominal-

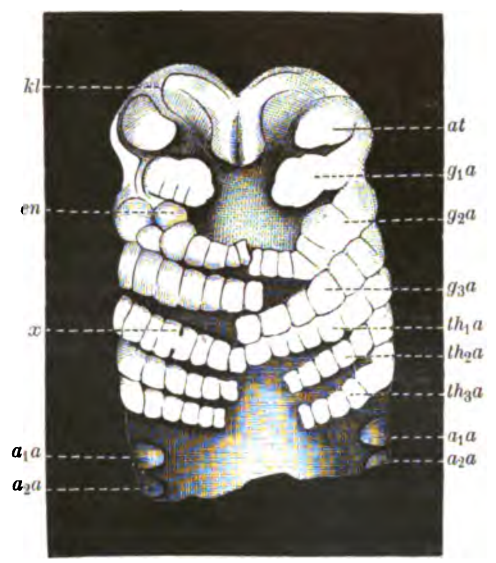


Fig. 135c.



Fig. 136. *Telyphonus caudatus.* (Aus Brehm.)

segmente. Es sind deren zwölf, die also dem Meso- und Metasoma der Scorpione entsprechen; aber die letzten, vom neunten an, sind beträchtlich verengert und nicht mehr in Rücken- und Bauchabschnitte mit gelenkiger Verbindung gespalten, sondern geschlossene Ringe. Darin stellen sie, von dem Darm abgesehen, ganz allmähliche Übergänge zu dem Schwanzfaden dar. Paläontologisch kann die Einrichtung für ebenso alt gelten, als der Scorpionleib, denn die Telyphoniden sind aus dem Carbon bekannt, d. h. aus einer Epoche, über welche rückwärts hinaus wir die Scorpione erst in neuerer Zeit durch ganz vereinzelte glückliche Funde kennen gelernt haben. Bei der alten *Geralinura* aber scheinen die Schwanzglieder, wenigstens die ersten, etwas weiter gewesen zu sein als bei den recenten Telyphoniden, so dass sie desto besser den allmählichen Übergang vom Postabdomen her erkennen lassen. Endlich kann man auch noch den embryonalen Befund heranziehen, dass bei den echten Spinnen mit beginnender Segmentierung sehr bald eine derbe Schwanzkappe am Hinterende auftritt, eine Kappe, die an Umfang und Masse die vorhergehenden Segmente so weit überragt, dass man den Rest eines früher bedeutenderen Körperteiles, eben eines Schwanzteiles, darin erblicken zu müssen glaubt.


Fig. 137. *Geralinura* (*Telyphonus*) *bohemica* Kušta. Carbonisch. (Aus Zittel.)

Von diesem Standpunkt aus erscheint die A n z a h l d e r L e i b e s r i n g e keinesfalls von Anfang an fest geordnet, sondern der Gliederwurm, von dem auszugehen ist, mochte viel länger sein; die Norm, die anscheinend so fest ist, hat sich erst allmählich herausgebildet, und darin liegt vielleicht eine der wichtigsten Umbildungen der alten Vorfahren, die uns nicht erhalten sind, und die über Scorpione und Merostomen hinausreichen.

Gegen die Verschiebung des Afters wird man um so weniger etwas einwenden dürfen, als auch der Mund eine deutliche Tendenz zeigt, vom Vorderende weg in den Bereich der nächsten Segmente zu rücken, was man ebenso wohl auf das Bestreben der e r s t e n G l i e d m a ß e n p a a r e, v o r d i e M u n d ö f f n u n g s i c h v o r z u s c h i e b e n, zurückführen kann. In der That ist es der praktische Gebrauch der Vorderextremitäten, der Cheliceren und Pedipalpen, oder Kieferfühler und Kiefertaster, zum Ergreifen der Nahrung, welcher sie möglichst weit ans Vorderende treibt, so dass bei den Scorpionen selbst die Hüftglieder des dritten und vierten Beinpaares zur Bildung von Kauladen verwandt werden, hierin um so mehr an *Limulus* gemahnend. Die Verschiebung ist bei den Cheliceren aber eine so uralte und eingefleischte, dass sie zu einer auffallenden Verwirrung des Nervensystemes geführt hat, die nur bei den Weberknechten oder Phalangiden fehlt, so dass man bei ihnen den ursprünglichen Charakter der Nervenverteilung, dieses gesichertsten Kriteriums der

vergleichenden Anatomie, am reinsten gewahrt findet (189. 190). Bei ihnen innerviert, wie beim Embryo, das Hirn nach LEYDIG nur die Augen; die Cheliceren erhalten ihre Nerven bereits von dem nächsten, mit den folgenden zu einem großen Subösophagealganglion verschmolzenen Knotenpaare (118). Bei den übrigen dagegen rückt dasselbe Ganglienpaar entlang den Schlundcommissuren auf das Hirn über, so dass der Nervenursprung lange Zeit den Glauben aufkommen lassen konnte, man habe es in den Kieferfühlern mit den Antennen der Kruster oder der übrigen Tracheaten zu thun. Wären nicht die Phalangiden erhalten, dann wäre die Frage vielleicht kaum mehr zu entscheiden, dann läge das Maul nicht mehr am ersten Segment, sondern zum mindesten am zweiten. (Bei *Gibbocellum* ist sogar auch das zweite Gliedmaßenpaar vor den Mund gerückt). Warum soll nicht auch der After sich verschoben haben? Die Gründe waren natürlich andere; im Wesentlichen handelte es sich um die Entfernung des für die Locomotion hinderlichen, nachschleppenden Wurmendes; ehe es, was nur schrittweise und sehr langsam geschehen konnte, ganz verkümmerte, wurde es verschmächtigt und die Verengerung durch natürliche Zuchtwahl fixiert, indem die mit dem dünnsten Hinterende versehenen ihre Concurrenten durch ihre Behendigkeit ausstachen. Der Vorteil muss um so größer werden, wenn sich weiter vorn, an jetziger Stelle, eine secundäre Analöffnung bildete und die dahinter gelegenen Partien zunächst von den beschwerenden Fäces befreite, bis dann der Darm obliterierte und verschwand. Solche Obliterationen sind zu häufig, als dass es nötig wäre, Analoga aufzuführen; es sind früher bereits einige erwähnt. Oder ist die Giftdrüse der Scorpione der Enddarm, der sich abschnürte und einen Funktionswechsel erlitt?*) Rektaldrüsen sind ja nichts ungewöhnliches. Für die Bildung aber einer secundären, weiter vorn gelegenen Afteröffnung können wir keinen geringeren als Beispiel anführen, als uns selbst. Denn auch der Schwanz der Wirbeltiere ist eine solche Erwerbung. Dass der darmlose Schwanz dann bei den Arachniden völlig verkümmerte, kann nicht auffallen, das statische Moment war bestimmend.

Wie im Übrigen nach der Fixierung der Körperabschnitte die weitere Herausbildung der Spinnen sich vollzog, ist nicht ganz sicher auszumachen. Verschmelzung einzelner Segmente spielt die Hauptrolle. Sonst aber stellen die verschiedenen Ordnungen dieser höchst eigentümlichen Klasse keineswegs eine fortlaufende Reihe dar, sondern wir finden

*) Wie ist das Auftreten von Giftdrüsen an den beiden Polen des Arachnidenleibes, — beim Scorpion hinten, bei den echten Spinnen vorn — zu erklären? Vielleicht am besten durch das Vorkommen von Spinnen, deren ganzer Körper giftig ist, so dass es sich bloß um die Localisation eines allgemein verbreiteten Stoffes an verschiedenen Bedarfsstellen handelt. Der südrussische *Lathrodectus tredecimguttatus* leistet wohl das höchste. 1839 wurden durch diese Spinne 7000 Rinder getötet, Pferden und Kameelen aber soll sie noch gefährlicher werden. Hier sind alle Körperteile, selbst die Beine und die Eier, gleich giftig, in einer Intensität, dass man nur die Giftschlangen in Parallele stellen kann (191).

bald bei dieser, bald bei jener Gruppe einzelne altertümliche Züge wieder und besondere Methoden des Fortschrittes, secundäre Anpassungen u. dergl., die wir ein wenig verfolgen wollen.

Die Solpugen haben in ihrer Gliederung vielleicht den ältesten Zustand aufbewahrt, zum Teil wenigstens; ihr Kopfbruststück zerfällt in vier Segmente, von denen die drei hinteren je ein Beinpaar tragen, während das vordere dem Kopf der Insekten etwa entsprechen würde, wie ja die Cheliceren allgemein deren Oberkiefern oder Mandibeln, die Pedipalpen oder Maxillartaster dem ersten Unterkiefer- oder Maxillenpaar an die Seite gestellt werden. Der Zusammenhang aller bleibt freilich ein inniger. Betreffs des walzenförmigen, 10 gliedrigen Hinterleibs bleibt

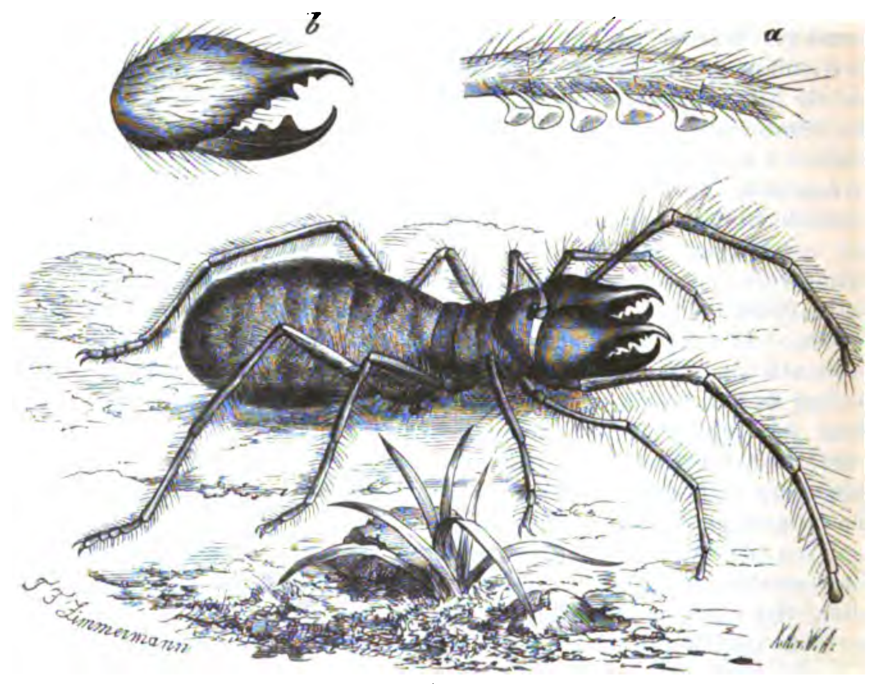


Fig. 138. *Solpuga araneoides* Pall. *a* Basis eines Hinterbeines, *b* Chelicere. (Aus Hayek.)

abzuwarten, ob nicht die Entwickelungsgeschichte, was wahrscheinlich, eine Sonderung in Abdomen und Postabdomen ergeben wird. Das dritte Extremitätenpaar scheint, wiewohl von den Beinen durch Schlankheit nur mäßig unterschieden, doch mehr zum Tasten als zur Locomotion eingerichtet. Die Hüftglieder des zweiten Paares, als Kauladen dienend, sind in der Mittellinie ein wenig verbunden, was ihre Funktion, die Zerkleinerung der Beute, beeinträchtigen muss; sie werden sich wohl mehr auf das Aussaugen beschränken. (Auch die pyramidalen Laden der Scorpione deuten wohl auf ein Zerquetschen mehr als eigentliches Zerreißen der Beute). Ob der merkwürdige Ankerbesatz des letzten Beinpaares einen Haftapparat darstellt, mit dem sich die Jungen auf dem

stark behaarten Körper der Mutter anhalten könnten, bleibt abzuwarten. Die Anker würden sich vortrefflich dazu eignen. Ein räthselhafter Punkt, vielleicht nur ein zufälliges Spiel der Natur ist die geographische Verbreitung dieser tropischen Nächtlinge. Sie kommen vorwiegend, wie man behauptet, auf Gebieten vor, die als ausgetrocknete Meeresteile gelten, Ostsahara u. s. w. Hat man wirklich daran zu denken, dass sie noch da leben, wo ihre ältesten Ahnen das Land betraten? Nach den jetzigen Anschauungen der Geologie und dem ungeheuren Alter der Tiere, das aus der Verwandtschaft trotz dem Mangel des paläontologischen Beweises geschlossen werden muss, wäre die Annahme schwer haltbar oder aber ein Fingerzeig, dass die Umwälzungen der Continente noch geringere waren, als man gemeinhin vermutet. Oder kommt vielleicht Salzliebhaberei ins Spiel?

Die Pedipalpen haben wieder einen verwachsenen Cephalothorax; der Hinterleib, ohne Absatz des Postabdomens, besteht bei *Telyphonus* aus 12, bei *Phrynus* aus 11 Gliedern. Über die Beziehung des Fadenschwanzes beim ersteren haben wir schon gesprochen. Die Kauladen des Maxillartasters sind in der Mittellinie verwachsen. Das dritte Extremitätenpaar ist zu einem ausgesprochenen Tastorgan geworden. Die beiden ersten Sternalplatten des Abdomens, also am achten und neunten Segment, sind verschmolzen, an ihrem Hinterrande liegt nur ein Stigmenpaar. Der gewöhnlichen Angabe, dass auch diese Tiere vivipar seien, kann für *Phrynus* widersprochen werden, nach einem trefflichen Exemplar des Leipziger Zoologischen Museums. Die Eier werden vielmehr an der Unterseite der zur Schüssel, die sie trefflich ausfüllen, ausgehöhlten Bauchseite des Hinterleibes getragen, eine Brutpflege, die eine Zwischenstufe darstellt zwischen dem Lebendiggebären der Scorpione und der Eiablage der echten Spinnen.

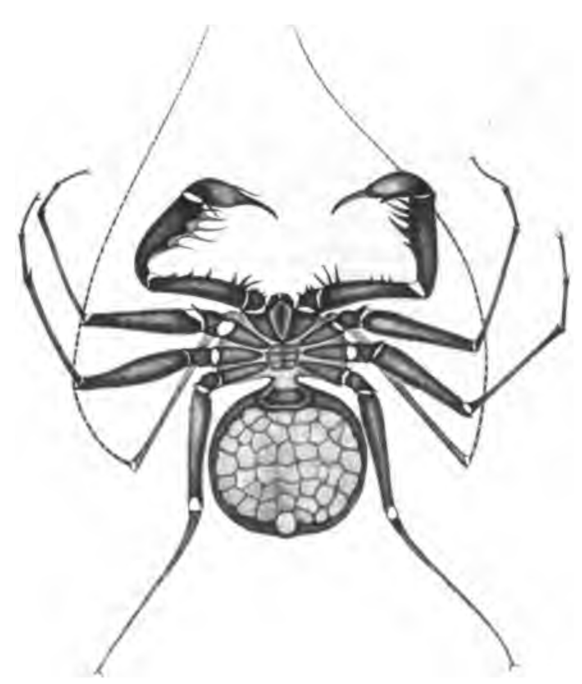


Fig. 139. Weiblicher *Phrynus palmatus* von Haiti von der Unterseite. Die Eier sind der schüsselförmig vertieften Bauchseite des Hinterleibes eingedrückt. Nach einem Exemplar des Leipziger Museums, an dem die distalen Teile des ersten Beinpaares fehlen $^4/_3$. (Original.)

Die Entwickelung ist dann vielleicht eine ähnliche wie bei den Pseudoscorpionen oder Chernetiden, welche ebenfalls die Eier an der Bauchseite tragen. Auch die Jungen der Bücherscorpione bleiben auf dem Leibe der Mutter. Damit hängt eine merkwürdige Metamorphose zusammen. (Das große Larvenorgan vor dem Maule, funktionell noch unerklärt wie es ist, mag bei Seite gelassen werden). Die Anhänge erscheinen vor der Segmentierung des Leibes. Dadurch ist die Deutung der noch vor den Gliedmaßen auftretenden Leibesform erschwert. Wesentlich ist indes, dass ein Schwanz angelegt wird, der sich zunächst verlängert und dann wieder schwindet, ein Postabdomen. Die nachträgliche Gliederung zeigt aber, dass dessen Ringe vorhanden sind, aber von gleicher Breite mit dem Abdomen; immerhin ist eine gewisse Reduktion eingetreten, denn der Hinterleib besteht aus elf (statt 12), bei *Cheiridium* aber nur aus zehn Segmenten. Bei diesem letzteren sind vermutlich die ersten beiden Hinterleibsringe verschmolzen, denn die Gattung hat nur ein Stigmenpaar an Stelle von zweien bei den übrigen. Bei allen wird durch eine doppelte Querfurche auf dem Rücken auch noch eine Gliederung des Cephalothorax angedeutet, wieder ein alter Rest.

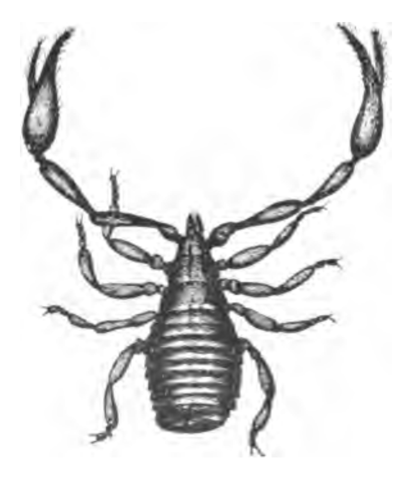


Fig. 140. Pseudoscorpion. Vergr.

Die kleine Gruppe der Cyphophthalmiden schließt sich vielleicht hier an, vielleicht aber auch der Familie der Troguliden unter den Weberknechten. Die beiden Gattungen sind verstreut genug. *Gibbocellum* ist nur in einer kleinen Art aus den Sudeten bekannt, *Siro* von einigen Orten der Mittelmeerländer und, wie wir früher sahen, aus den Grotten des Karstgebietes. Das Abdomen zeigt nur noch acht Ringe, *Gibbocellum* mit zwei Paar Luftlöchern am neunten und zehnten, *Siro* nur mit einem am neunten Ringe. Die Maxillartaster enden nicht mehr mit einer Schere. Die Cheliceren aber, das erste Extremitätenpaar, hat noch die ursprüngliche Abgliederung in drei Stücke.

Bei den Weberknechten oder Phalangiden ist das Kopfbruststück aus vielen Segmenten verschmolzen, der breit ansitzende Hinterleib hat zehn getrennte. (Dazu kommt bei den Jungen noch ein eingliedriges Postabdomen. 309.) Seine Sternalteile sind aber nur bei den fünf hinteren isoliert, die der fünf vorderen sind zu einem Stück verschmolzen, das sich nach vorn unter die Brust geschoben hat. Wie das Nervensystem in seinem Kopfteil den ursprünglichen Zustand, und zwar hier allein, bewahrt hat, so weist auch die Embryonalanlage des Cephalothorax noch auf eine sehr alte Stufe zurück. Er besteht nämlich

anfangs aus vier Stücken, von denen die drei hinteren einzeln die letzten Beinpaare tragen, also genau wie bei den Solifugen. Die Maxillartaster entbehren der Scheren und laufen glatt aus. Die verborgene Lage des Abdomens unter den großen Kopfbruststück bei *Gonyleptes* mit seinen gewaltigen Hinterbeinen deutet immerhin stärkere Verkümmerung dieses Abschnittes an. Die echten Tracheen entspringen von nur einem Stigmenpaar unter den Hüftgliedern des letzten Ringes.

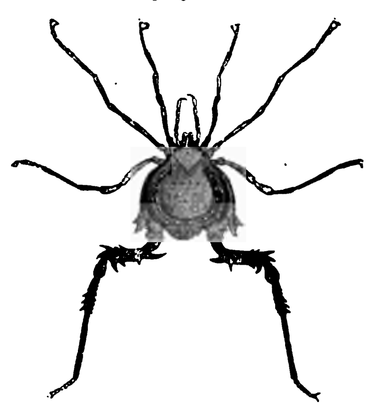


Fig. 141. *Gonyleptes curvipes*. Nat. Gr. (Aus Brehm.)

Die echten Spinnen oder Araneiden, die man gewöhnlich hier anschließt, haben so viele besondere Züge, dass es unmöglich ist, sie unmittelbar von einer der vorigen Gruppen abzuleiten, wenn man nicht gleich auf die höchstgegliederten Formen, etwa die Solpugen, zurückgehen will. Man kann sie vielleicht, namentlich einer neueren Entdeckung wegen, an die einzige ausgestorbene, nicht über das Carbon heraufreichende, von Karsch aufgestellte Gruppe der Anthracomarti anknüpfen, welche nächst den Scorpionen die größten vorweltlichen Formen enthält. Meist von der

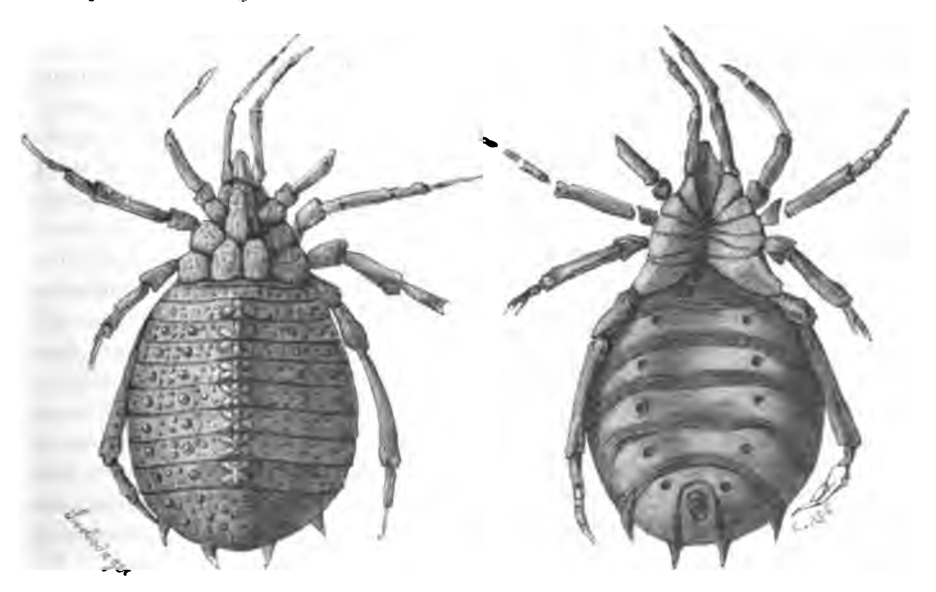


Fig. 142. *Eophrynes Prestwichi*, englisches Carbon. (Aus Neumayr.)

Leibesform etwa der Phryniden, ist ihr Hinterleib bisweilen stärker abgesetzt. Durchweg ist er gegliedert, bald kleiner bald größer als die

Kopfbrust. Auch diese scheint, den Hüftgliedern entsprechend, in Segmente zerlegt; allerdings können die Furchen mehr strahlig von der Mitte ausgehen, und oft mag es fraglich sein, ob nicht bloß eine Scheingliederung vorliegt, dadurch hervorgerufen, dass bei der Einbettung in den Schlamm der Rücken flach auf die Bauchseite gedrückt wurde und deren Relief annahm. Die Maxillartaster sind, wie bei den Phalangiden, ohne Scheren. Höchst bemerkenswert aber sind ein Paar Abdominalanhänge an den letzten Gliedern, wie Seitenstacheln hervorragend. (S. d. Abbildg.).

Eine von diesen Formen, *Arthrolycosa antiqua*, die man früher, noch bis vor wenigen Jahren hierher rechnete, hat sich nun bei genauerer Präparation durch Beecher in anderem Lichte gezeigt (192). Dieser Forscher hält die Eindrücke der Brust an der aus dem Carbon von Illinois stammenden Versteinerung allerdings lediglich für Folgen des Druckes der Hüften; der Hinterleib aber ist gestielt wie bei unseren echten Spinnen, aber siebengliedrig. So gleicht das Tier völlig einer Mygale, deren Abdominalglieder noch nicht verschmolzen sind. Und wir haben wenigstens hier einen guten Vorläufer dieser Hauptgruppe, die selbst auch bis zur Steinkohlenzeit zurückreicht.

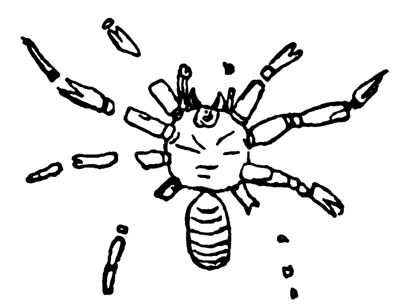


Fig. 143. *Arthrolycosa antiqua.* (Nach Beecher.)

In ihrer Ontogenie hat sie, trotz der weitgehenden Verschmelzungen bei den Erwachsenen, sehr altertümliche Züge bewahrt. Der Cephalothorax legt sich, wie überall, in sieben Segmenten an; was aber wichtiger ist, der Hinterleib ist anfangs gut gegliedert und hinten stark verjüngt nach Art eines Postabdomens. Man zählt neun Ringe, bei manchen als zehnten dazu eine wohl entwickelte Schwanzkappe. Und da deren Ventralteil noch dazu in drei Stücke gegliedert sein kann, wird die für die Scorpione gültige Zahl 12 erreicht. Dazu tragen die vier vorderen Abdominalsegmente provisorische, nicht gegliederte Extremitäten, die wieder verschwinden. In neuerer Zeit will man die zwei Paare gegliederter Spinnwarzen am Hinterende nicht als Beine gelten lassen, (Balfour, nach ihm in seiner Zusammenstellung Weissenborn). Warum nicht? Sie entstehen früh genug, zwar erst nachdem die Gliederung des Hinterleibes sich so ziemlich wieder verwischt hat, andererseits aber doch schon, während die provisorischen Extremitäten noch bestehen. Wenn somit auch der scharfe Prüfstein der segmentalen Anordnung fehlt, so sprechen doch andere gewichtige Gründe für diese Deutung. Sie liegen zunächst in den entsprechenden, noch nicht zu einem Warzencomplex zusammengetretenen Anhängen eben des *Eophrynus*, sodann in der zeitlichen Folge der Anlage der Araneidenbeine überhaupt. Diese sprossen succedan von vorn nach hinten hervor; kein Wunder, wenn

die terminalen, durch abgeänderten Gebrauch vor der Verkümmerung bewahrt gebliebenen zuletzt auftauchen. Aber selbst eine Durchbrechung jener Regelmäßigkeit im Auftreten der normalen Anhänge könnte man zu Gunsten dieser Spätlinge anführen; die Cheliceren der echten Spinnen erscheinen später als die folgenden Gliedmaßen; ja sie zeigen eine andere interessante Reduction, viele legen sich dreigliedrig an und werden später durch Verschmelzung der Basalglieder zweigliedrig, eine Umwandlung, die für die Deutung anderer eingliedriger Oberkiefer Wichtigkeit erlangt. Dass Jaworowsky neuerdings auch die embryonalen Antennenanlagen nachgewiesen hat (ein atavistischer Zug, wie er bisher von keiner Spinnengruppe bekannt war), haben wir oben gesehen.

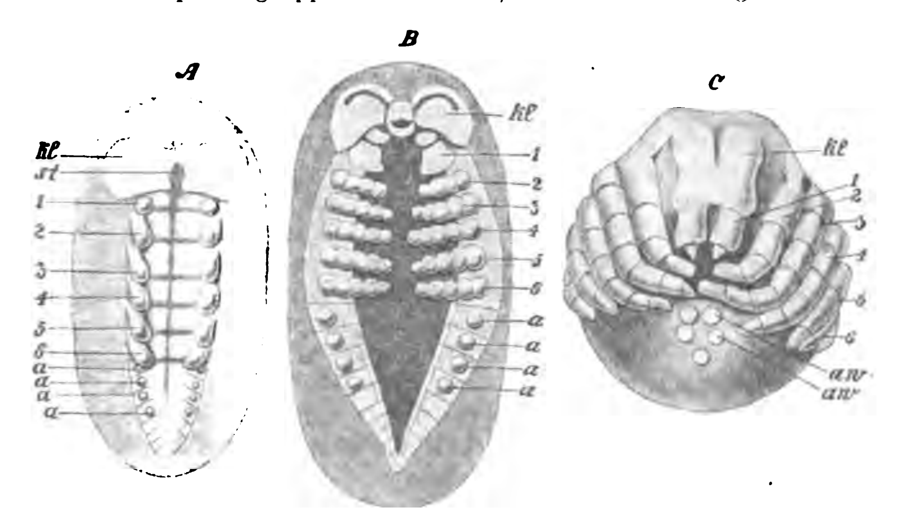


Fig. 144. Embryonen von *Agelena labyrinthica*. *kl* Kopflappen, *st* Stomatodaeum, *1—6* Gliedmaßen, *a* Anlagen von abdominalen Gliedmaßen, *aw* Spinnwarzen. (Aus O. Schmidt-Lang.)

Eine Schwierigkeit freilich schließt die Deutung der gegliederten Spinnwarzen als Terminalbeine ein. Jene Anschauung, die wir aus dem Vergleich der Scorpione mit den Limuliden gewannen und die auf den Mangel von Gliederung an den Abdominalfüßen hinauslief, erleidet einen Stoß, wenn andere Spinnen am Ende gegliederte Beine tragen. Sie braucht noch nicht vernichtet zu werden, da am Ende sehr wohl wieder längere Beine bestehen konnten, wie bei der *Campodea* etwa unter den Insekten; aber immerhin gemahnt uns die Thatsache an die Möglichkeit eines Irrtums, der wir uns nicht verschließen dürfen einer Theorie zu Liebe.

An dieser Stelle wollen wir einschalten, dass sowohl die Bücherscorpione wie die Cyphophthalmen in der Umgebung der Geschlechtsöffnung an den ersten Abdominalringen wohl entwickelte Spinndrüsen tragen, deren morphologische Bedeutung, ob sie etwa mit Beinrudimenten in Zusammenhang stehen, noch dunkel ist.

Die Araneiden gewähren noch in ihrer Einteilung in Tetra- und Dipneumones nach der Anzahl der Stigmen einen wichtigen Anhalt für die Abschätzung ihrer Phylogenie. Die ersteren sind die älteren, und es ist kein Zufall, dass gerade sie, die Vogel- und Minierspinnen, vorwiegend terricol bleiben, während unter den Zweilungigen sich viele vom Boden erheben, freie Netze durch die Luft spannen, sich in und auf Blumen bergen, deren Farbe sie annehmen u. dergl. Charakteristisch aber bleibt es, dass unter ihnen gerade die Erdspinnen, die Lycosen und verwandte, die ausgesprochenste Brutpflege bewahrt haben, die Eiercocons oder die Jungen mit herumschleppen u. s. f. (s. o.). Jaworowsky zeigt, dass den Embryonen noch mehr Stigmenanlagen zukommen (417).

Soweit verraten uns die Spinnen zwar nicht ihren Stammbaum im Einzelnen, wohl aber die allgemeine Ableitung von hypothetischen Urformen, in Folge von allerlei Sonderanpassungen. Es mag noch auf zwei Punkte, die bei allen diesen Umbildungen maßgebend sind, hingewiesen werden. Der erste betrifft ein statisches Moment. Die Verschmelzung oder doch Verbreitung des Postabdomens geht stets mit einer Verkürzung Hand in Hand, so dass der gemeinsame Hinterleib nunmehr eine abgerundete Masse darstellt, welche über das Hinterende des letzten Beinpaares nicht mehr hinausragt; sie fällt demnach in die Unterstützungsfläche des Körpers und wird zumeist durch die kräftige Entfaltung der vordersten Extremitätenpaare im Gleichgewicht gehalten.

Sodann die Umwandlung der Lungen oder Fächertracheen in echte verzweigte Luftröhren, die den Körper durchziehen. Wenn jene einen ursprünglichen Zustand repräsentieren, aus amphibiotischer Lebensweise mit den Eurypteriden vielleicht gemeinsam erworben, so vollzieht sich in der Tracheenverzweigung, die mit der Reduktion des Gefäßsystems parallel läuft, eine echte Landanpassung als Folge der Erhärtung des Hautskelets, welche den Körper zu einem Blasebalg (am besten vielleicht einer Ziehharmonika zu vergleichen) geschickt macht. Jede Bewegung, jede Beugung und Streckung einer Gliedmaße, sowie das Heben und Senken der Rückenteile, muss geeignet sein, die Luft weiter in den Körper hereinzuziehen. Da aber Luft leichter in Röhren zu bewegen ist, als Blut, so verbindet sich mit der Reduktion der Blutgefäße, da jetzt die Sauerstofferneuerung bei jeder Berührung mit einem Luftrohr sich vollziehen kann, zugleich eine sehr vorteilhafte Vereinfachung.

Es erübrigen noch drei Ordnungen, die man gemeinhin den Spinnen zuzurechnen pflegt, jedoch ohne völlige Übereinstimmung aller Zoologen, — die Acarinen, Linguatuliden und Pycnogoniden. Sie stehen unter doppeltem Einfluss, dem des Parasitismus und dem der Rückwanderung ins Wasser, oder unter beiden zugleich.

Die Acarinen sind in der Verschmelzung der Segmente am weitesten gegangen, in den meisten Fällen ist kein Hinterleib mehr ab-

gesetzt. Bei Krätzmilben ist er vielleicht am stärksten verkürzt, am meisten verlängert bei *Demodex*, der Haarbalgmilbe, bei der er secundär eine feine Ringelung zeigt. Zwischen diesen Extremen schwankt die Form. Derselbe weiche *Demodex* kann an den einen Pol einer Abstufungsreihe in der Erstarrung des Skelets gestellt werden; dann kommt an den andern der glasharte und spröde *Oribates*. Die Mundwerkzeuge, d. h. die beiden vorderen Extremitätenpaare sind so wechselnd, dass man namentlich aus dem complicierten Gerüst des zweiten allein ein doppeltes Paar hat ableiten wollen (193), so dass diese starke Verschiebung die Milben oder Zecken zum Rang einer besonderen Klasse erhöhen würde; doch scheint es, dass lediglich die reiche Ausbildung des einen Paares Anlass zur Verwechselung wurde. Die Cheliceren können als Scheren gegliedert oder zum einfachen Stilet vereinfacht sein, eine besondere Kopfröhre mit dem Mund kann sich abschnüren, lauter Anpassungen an verschiedene Grade des Schmarotzertums. Die wichtigsten Abweichungen liegen aber in der Entwicklung der Extremitäten, am stärksten ausgeprägt im Verein jener beiden biologischen Aberrationen, d. h. bei parasitischen Hydrachniden oder Wassermilben. Hier durchläuft das junge Tier abwechselnd Zustände freier Beweglichkeit und eingekapselter Puppenruhe, oder wie man die letzteren genannt hat, des Deutovums und Tritovums, verbessert der Nymphochrysalis und Teleiochrysalis (194) (Fig. 146). Dabei sind zuerst nur drei Paare von Gangbeinen vorhanden. Bei *Myobia musculi*, die im Pelze der Mäuse schmarotzt, hat man in der Entwicklung zuerst Scheitellappen und Schwanzkappe gefunden. Zwischen ihnen schalten sich fünf Glieder ein mit Extremitäten; dahinter schnürt sich ein sechstes Segment ab, das sich erst wieder in zwei zerlegt, ein thoracales und ein abdominales; das erstere bekommt ein Beinpaar, das letzte, sechste, ein merkwürdiges Verschwimmen von Kopfbrust und Hinterleib. Wenn man auf der einen Seite eine Verwandtschaft mit den Chilognathen hat folgern wollen, die gleichfalls mit drei Paar Beinen zur Welt kommen, so stellen sich umgekehrt sehr häufig die beiden hinteren Beinpaare den vorderen gegenüber in ihrer morphologischen Ausprägung, was zu anderer Missdeutung Anlass wurde: die hinteren Paare werden bei den Gallmilben oder Phytoptiden (Fig. 147) fast rudimentär. Kurz, wir finden bei den Milben in Folge der abweichenden Lebensweise einen Reichtum neuer Anpassungen trotz der Vereinfachung des Rumpfes. Die Atmung vollzieht sich entweder durch Tracheen, die mit einem Stigmenpaar an den Wurzeln verschiedener Extremitäten ausmünden, oder, bei den Atracheaten, durch die Haut schlechtweg. Bei manchen Wassermilben scheinen die Hinterbeine dazu besonders



Fig. 145. *Dermatocoptes communis* ♂. Von unten. (Aus Leunis.)

tauglich, durch Borstenbesatz, und in der That sieht man auch in der Ruhe regelmäßig Pendelbewegungen zur Erzeugung eines Wasserstromes.

Die Linguatuliden, die man nicht immer zu den Spinnen gerechnet hat, scheinen an die Scheidung der Milbenbeine in zwei vordere

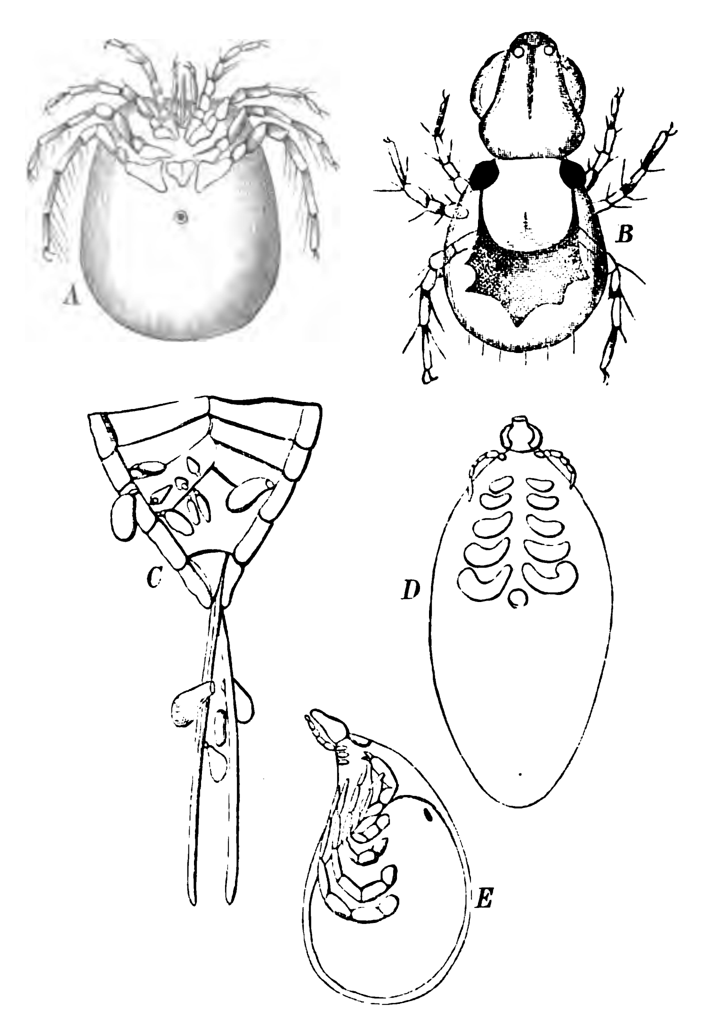


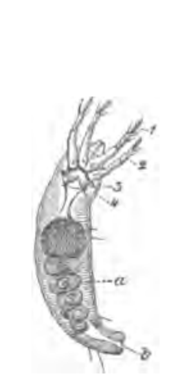
Fig. 146. *Hydrachna cruenta.* *A* ♀. *B* eben ausgeschlüpfte Larve. *C* Hinterleib von *Nepa cinerea* mit Hydrachnalarven. *D* eine der Larven. *E* dieselbe in ihrer abgestreiften Körperhaut. (Aus HAYEK.)

und zwei hintere anzuknüpfen. Ihnen kommen nur noch im Larvenzustande zwei gegliederte Anhänge zu, die im Alter bloß durch solide Chitingebilde angedeutet werden. In der Lebensweise den Bandwürmern nicht unähnlich, haben sie ihren Leib fein geringelt, ohne dass

man gerade einen plausiblen Grund für solche Convergenz anführen könnte.

Die Pycnogoniden endlich oder Pantopoden stellen wahrscheinlich einen in grauster Vorzeit in das Meer zurückgewanderten Zweig dar mit vielfacher Umwandlung.

In der Jugend wunderliche Larven mit drei plumpen Beinpaaren und einer ebensolchen Schnabelbildung, im Inneren von Hydroiden schmarotzend (Fig. 148), zeichnen sie sich im erwachsenen Zustand durch allerlei Absonderlichkeiten, namentlich die starke Reduktion des Rumpfes aus (195); das Abdomen bleibt kaum als ein rudimentärer Stummel oder Afterhügel sichtbar. Von den Gliedmaßen, die das höchste Interesse darbieten, sind zunächst die Cheliceren erhalten. Das zweite Paar geht z. T. in die Bildung des großen Schnabels ein. Das dritte wird beim Männchen, das die Brutpflege übernimmt, zum Träger der Eiersäckchen, beim Weibchen kann es verkümmern oder es dient zum Tasten. Das vierte,



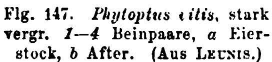

Fig. 147. *Phytoptus vitis*, stark vergr. *1—4* Beinpaare, *a* Eierstock, *b* After. (Aus Leunis.)


Fig. 148. Pantopodenlarven in *Podocoryne carnea*. (Nach Dohrn.)

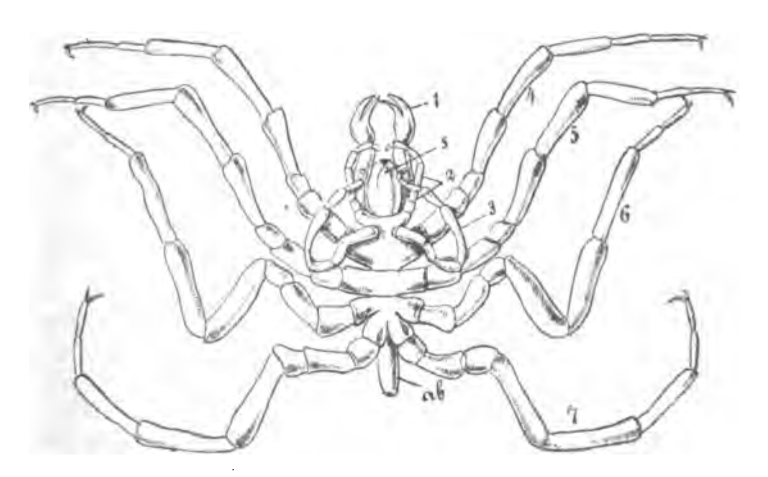


Fig. 149. *Nymphon hispidum*. ♂ von unten. *1—7* Gliedmaßen, *s* Schnabel, *ab* Abdomen. Die Borsten sind weggelassen. (Nach O. Schmidt-Lang.)

fünfte und sechste sind als Gang- oder Klammerbeine ausgebildet. Die letzten beiden sitzen an besonderen Segmenten, so dass hier also die

Segmentierung eine andere ist als bei irgend einer Spinne, denn der vorderste Ring trägt vier Paare Extremitäten. Von besonderer Bedeutung ist es nun aber, dass zu diesen Abschnitten, welche dem Cephalothorax zugehören, noch ein weiter Ring sich gesellt, mit einem den vorigen gleichartigen großen Beinpaare. Ihm schließt sich der Afterhügel an, der auch noch bisweilen Spuren von Segmentierung zeigt. Dass die Reduktion des schmalen Leibes die Eingeweide in die Beine vortreibt und die Geschlechtsdrüsen an diesen secundäre Öffnungen erwerben lässt, ist mehr nebensächlich. Wenn die Pantopoden ihrer ganzen Anlage nach nicht wohl an anderer Stelle im System angeschlossen werden können, als bei den Arachniden, dann fällt besonders die volle Entwickelung der siebenten, abdominalen Extremität auf, die weit über die Kämme der Scorpione hinausgeht.

Siebzehntes Capitel.

Die Krebse.

Wir haben uns etwas länger bei den Spinnen verweilt, teils weil sie die ältesten und beinahe in allen alten Stämmen von Uranfang bis in die Gegenwart hereinragenden Landtiere darstellen, die eine leidliche Übersicht des Einflusses der terrestren Lebensweise gestatteten, — teils weil sie vielleicht einige Züge darboten für die Beurteilung der Kruster. Es ist unmöglich, hier den ganzen Reichtum dieser πολύτροποι, die im Wasser sich ähnlich vielseitig gestalten wie das Heer der Kerfe auf dem Lande, auch nur annähernd zu durchstreifen. Paläontologisch mindestens ebenso alt wie die Spinnen, haben sie sich das Wasser nach allen Seiten dienstbar gemacht und liegen schon deshalb außerhalb unserer Aufgabe. Was etwa von ihnen sich rückwärts wiederum dem Lande angepasst hat oder zu solcher Auswanderung jetzt sich anschickt, ist früher besprochen. Hier kann es sich nur darum handeln, die Gründe kurz darzulegen, die es vielleicht nicht unwahrscheinlich machen, dass auch die Kruster ihre Entstehung ursprünglich dem Landleben verdanken. Sie liegen teils in den von der modernen zoologischen Systematik gegebenen Hinweisen, in der Atmung, teils in der Entwickelung, bez. in der Beschaffenheit des Nauplius und der Deutung, die ihm zuzukommen scheint, teils in den besprochenen Beziehungen zu den Spinnen.

Diese letztere Beziehung erlaubt zwar ebenso gut die Eurypteriden, die Gigantostraca von den Scorpionen abzuleiten, als umgekehrt. Nur

waren der Panzer, die Gliedmaßenbeschaffenheit, die Bewegungsmomente, die quergestreifte Muskulatur viel mehr der ersteren Hypothese günstig als der letzteren, so gut wie das biologische Verhalten der Limuliden. Die Trilobiden bleiben nach wie vor, wiewohl sie mit den eben genannten durch ihre Larve einige Ähnlichkeit erhalten, weit abstehend wegen der gleichmäßigen Entwickelung sämtlicher Beinpaare, von gewissen Verbreiterungen zu Schwimmplatten abgesehen. Gerade diese wenigen Umbildungen deuten an, dass wir es in den Trilobiten mit echten Lauftieren zu thun haben, die in Bezug auf die Beine sogar mit den Scolopendern eine gewisse Formverwandtschaft zeigen und zum mindesten ursprünglich wohl Strandtiere waren. Andererseits ihre Ähnlichkeit mit den Isopoden, die eine so starke Tendenz zum Landleben besitzen. Zwar kommen wir hier in Conflikt mit den Systemen der Zoologie. Der Stammbaum, den Boas von den Malacostraken entwirft (auf Grund eingehender Vergleichungen, namentlich der verschiedenen Beinbildungen, ihrer Anhänge, Gliederung u. s. w. [181]), weist diesen eine sehr weit abgeleitete, hohe Stellung an, so dass sie auf Vorfahren zurückgeführt werden, die selbst gestielte Augen besaßen. Danach haben die Asseln mit den Trilobiten gar nichts gemein, und die Ähnlichkeit ist eine reine morphologische Analogie oder Convergenz.

Demgegenüber weisen ganz neuerdings Steinmann und Döderlein darauf hin, dass doch zwischen Trilobiten und Asseln eine Verbindungsform existiert zu haben scheint in der carbonischen Isopodengattung *Arthropleura*, »welche durch ihre beträchtlichen Dimensionen sowie die Gleichartigkeit der Fußpaare am Mittel- und Hinterleibe eine vermittelnde Stellung nach den Trilobiten hin einnimmt.«

Amphipoden
Isopoden
Cumaceen
Mysiden
Lophogastriden
Euphausiden

Somit ist es wohl fraglich, wo in Wahrheit die Trilobiten anzuknüpfen sind; ihre spiraligen Anhänge an den Beinen, die als Kiemen gedeutet werden, entfernen sie ebenso sehr wieder von allen recenten, als die Beschaffenheit der Beine selbst sie ihnen zu nähern scheint.

Abgesehen aber von diesen ältesten, systematisch durchaus unklaren Gruppen ist das enorme Alter nicht nur dieser, sondern aller Hauptkrusterstämme höchst bedeutsam. Wenn wir der Einteilung der genannten Paläontologen folgen, weil von unserem Gesichtspunkte aus die

fossilen Formen besonderen Wert haben, dann erhalten wir die Palaeostraca (Trilobiten, Xiphosuren, *Gigantostraca*), die Euostraca (Phyllopoden, Leptostraca, beide als Phyllocariden zusammengefasst und Malacostraca) und die Entomostraca (Ostracoden, Cirripedier, Copepoden). Von allen dreien nur finden sich Vertreter bereits im Cambrium, d. h. in den ältesten fossil führenden Schichten, die der allgemeinen Discussion zugänglich sind, nämlich Trilobiten, Phyllocariden und Ostracoden, letztere z. T. von viel größerem Umfange, als die jetzt lebenden Muschelkrebschen. Danach ist leider die Paläontologie, wie so oft. nicht im Stande, uns über den ursprünglichen Zusammenhang der einzelnen Gruppen aufzuklären; er reicht in Zeiten zurück, von denen uns überhaupt gar keine Reste mehr erhalten sind (einige wenige Ausnahmen abgerechnet). Dieser ungünstige Umstand zwingt uns wiederum, zu dem rein zoologischen System unsere Zuflucht zu nehmen. Und da scheint es von allerhöchster Wichtigkeit, dass die besten Kenner, CLAUS vor allem, den Ursprung aller lebenden Gruppen, wenn irgendwo, dann bei den Phyllopoden suchen. HARTOG (196) will zwar neuerdings die Copepoden, und zwar die natantia, als primitivste Ordnung hinstellen, ihrer Einfachheit halber. Letztere wird zwar wohl von Niemanden bestritten; aber gerade der Umstand, dass diese Kleinkruster bald ein Herz haben, bald eines solchen entbehren, weist vielmehr auf eine Verkümmerung hin; denn wo soll man sie bei anderen Tierformen anknüpfen, als etwa bei Würmern mit einem entwickelten Gefäßsystem? Freilich sind das Auge, das dem Naupliusauge noch nahe steht, sowie die unverzweigten Antennulae sehr wichtige Züge, die auf ursprüngliche Einfachheit deuten, da gerade die zweiästigen kleinen Fühler sonst einen Hauptunterschied von den Limuliden ausmachen. Gesetzt also, *Cyclops* habe sehr atavistische Merkmale bewahrt, so ist er andererseits durch Kleinheit in seiner Öconomie vereinfacht und kann doch schwerlich als wirklicher Stammvater gelten.

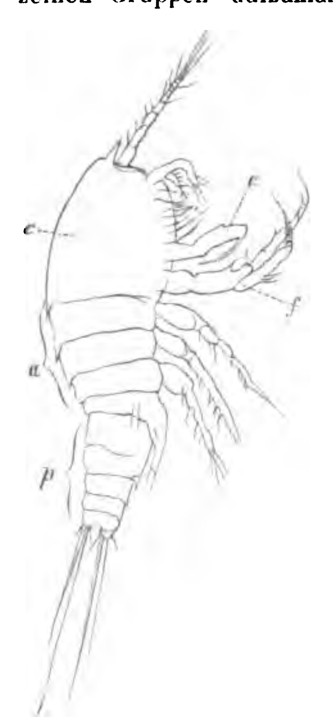


Fig. 150. *Thalestris helgolandica.* *c* Cephalothorax, *p* Abdomen, *e* unterer Kieferfuß, *f* erster Schwimmfuß. (Nach CLAUS, aus HATEK.)

Nehmen wir also die Phyllopoden mit der Mehrzahl der Zoologen als ursprünglichste Gruppe, so sind es unter diesen wieder die Branchiopoden; denn die Cladoceren leiten sich, wie früher bereits erwähnt, erst von Estheria-ähnlichen Formen ab. Damit haben wir aber einen sehr wichtigen Fingerzeig gewonnen. Die Branchiopoden meiden noch jetzt durchaus das Meer, ja sie bevorzugen die kleinen Binnenge-

wässer, und die Austrocknungsfähigkeit, ja -bedürftigkeit ihrer Eier ist eine Landanpassung.

Liegt es nicht viel näher anzunehmen, die **Branchiopoden**, oder besser deren Vorfahren, seien ursprünglich Landtiere gewesen, die in Zeiten allgemeiner höherer Feuchtigkeit die Continente oder Inseln bevölkerten, und sie hätten sich dann, bei fortschreitender Trocknis, in das Süßwasser zurückgezogen, zu dem alle Landtiere nähere Verwandtschaft haben als zum Seewasser? Wie will man es sonst erklären, dass alle übrigen Gruppen, die man von den Phyllopoden ableitet, entweder ganz im Meere leben oder zum mindesten dort Vertreter haben, nur sie selbst nicht? Wenn ihre Vorfahren aus Würmern im Meere sich zu Krustern herausbildeten, wie soll die biologische Kluft gedeutet werden? Wie mir scheint, allein durch die Annahme, ihre Vorfahren seien Landtiere gewesen. Man könnte noch die Frage offen lassen wollen, und meinen, für die eine Hypothese bestände dieselbe Schwierigkeit, wie für die andere. Aber da senkt sich doch wohl die Wagschale stark zu Gunsten der einen, die wir hier vorgetragen haben, weil sie das Skelet, die Entwickelung der Beine, der quergestreiften Muskulatur, den Schwund des Wimperkleides ohne weiteres mit erklärt, während die Annahme marinen Ursprungs in all diesen Beziehungen gar nichts leistet.



Fig. 151. *Branchipus stagnalis* ♂.
a Antennen, *ua* unpaares, *pa* paariges Auge, *md* Mandibel, *sd* Schalendrüse, *md* Darm, *h* Herz, *oh* dessen Spaltöffnungen, *p* Penis, *br* Kiemensäckchen, br_1 Kiemenblättchen.
(Nach Claus, aus O. Schmidt-Lang.)

Hier allerdings scheint eine wissenschaftliche These verhängnisvoll sich entgegenzustemmen, die berühmte Naupliustheorie (85. 197), welche die Herleitung der verschiedenen Gruppen weniger auf die erwachsenen Branchiopoden gründen will, als auf deren Jugendform. Es sei mir, um es kurz zu sagen, gestattet, mich auf die Seite derer zu schlagen, die, wie Dohrn, Hatscheck u. a., im Nauplius nicht eine selbständige Urart erblicken, sondern einen auf sehr früher Stufe frei gewordenen Embryo. Wäre der Nauplius, jenes minimale, einfache, herzlose Geschöpf mit drei Paar Extremitäten, einem einfachen und zwei gegabelten, der wahre Urahn, dann würden die vorliegenden Deductionen, die Krebsen und Spinnen gemeinsame Landvorfahren vindicieren wollen, vollkommen gegenstandslos. Dann wären jene Urkrebse eben nicht polypod gewesen, sie hätten nicht ein Herz besessen, das man aus dem Rückengefäß der Anneliden ableiten könnte, kurz sie verlangten eine total veränderte Auffassung. Hier fragt es sich nun, lassen sich Gründe vorbringen, welche dem Nauplius seine Selbständigkeit abzustreifen geeignet sind, welche das nachträgliche Hervorsprossen weiterer Extremitätenpaare wenigstens durch Analogien erklären, welche endlich eine Annäherung zu den Spinnen anbahnen? Mir scheint, genügende. Da ist zuerst die große Verschiedenheit der mannigfachen Nauplii untereinander, die aus den nebenstehenden Abbildungen erhellt. Sie sind wenigstens geeignet, die enge Zusammengehörigkeit derselben zu erschüttern, wenn man auch immerhin an Sonderanpassungen denken könnte. Für das nachträgliche Hervorsprossen der übrigen Beinpaare lassen sich jene Arachnoiden anführen, die wir früher besprachen, die Milben, bei denen das letzte Gliedmaßenpaar erst spät in der postembryonalen Entwickelung auftritt, und ähnlich die Pycnogoniden. Sie sind in der That geeignet, nicht als Bindeglieder, aber als Beispiele analoger Entwickelung, die Brücke zwischen Krebsen und Spinnen zu schlagen. Noch mehr aber wohl der Nauplius selbst. Das erste Paar Anhänge, das ungeteilt ist, bildet nachher die ersten Antennen, das zweite, das gegabelt ist, die zweiten, das dritte ebensolche die Mandibeln. Das

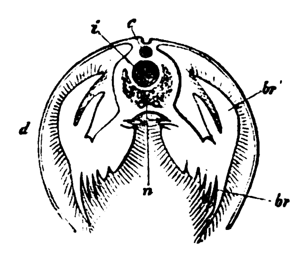


Fig. 152. Querschnitt eines Phyllopoden (*Limnetis*). *c* Herz, *i* Darm, *n* Bauchmark, *d* Schalenduplikatur, *br* Schwimmfuß. (Aus Gegenbaur.)

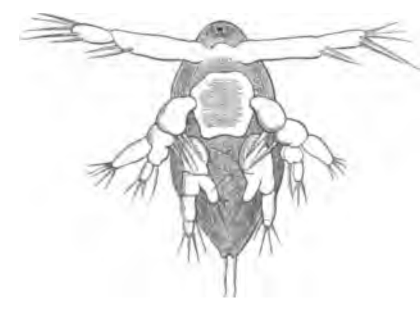


Fig. 153. Nauplius eines Copepoden. (Nach Fritz Müller.)

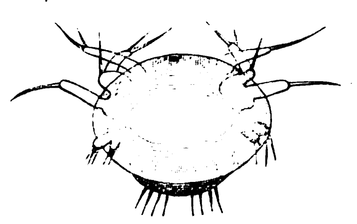


Fig. 154. Nauplius eines Copepoden. (Nach Fritz Müller.)

erste Paar wird, wie beim Erwachsenen, vom oberen Schlundganglion innerviert; das zweite aber, das im ausgebildeten Zustande seine Nerven ebendaher bezieht, erhält sie beim Nauplius vom unteren Schlundknoten (Balfour). Was bedeutet das anders, als die gleiche Verschiebung wie bei den Spinnen, bei denen nur die Opilioniden das ursprüngliche Verhalten bewahrt haben und alle Anhänge vom Bauchmark aus mit Nerven versorgen? Dieselbe Verschiebung, die sich bei den Arachnoiden am ersten Subösophagealganglion und den Nerven der Cheliceren vollzieht, betrifft beim Nauplius die Nerven des zweiten Paares mit ihren Centren. Darf man nicht noch einen Schritt weiter gehen und annehmen, dass die Verschiebung sich beim ersten Paar, den großen Antennen, bereits ebenso vollzogen habe, wie bei den Spinnen, dann wird die Übereinstimmung in Bezug auf die Nerven vollständig, oder vielmehr sie ist es schon, wenn man eben nicht das Verhalten der Phalangiden zu Grunde legt.

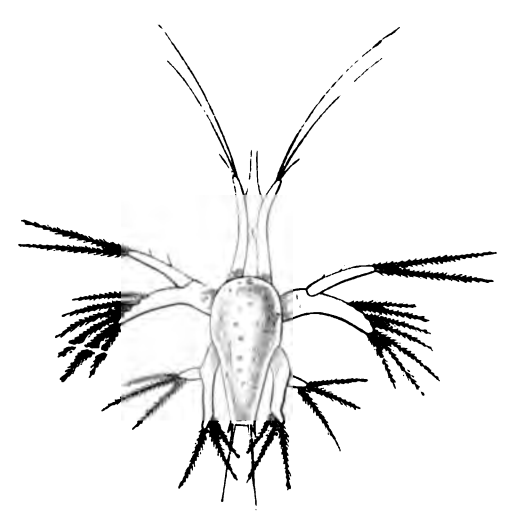


Fig. 155. Nauplius einer Garneele. (Nach Fritz Müller.)



Fig. 156. Nauplius einer *Sacculina*. (Nach Fritz Müller.)

Somit scheint allerdings der Nauplius als frühe Entwickelungsform sehr geeignet, die Brücke herzustellen.

Natürlich bezweckt solche Auffassung nicht im Entferntesten, alle die speciellen Schlüsse, die man an den Nauplius für die Systematik der Kruster geknüpft hat, umzustoßen oder auch nur in etwas zu erschüttern. Es mögen nach wie vor die Gruppen, die denselben Nauplius haben, eng zusammengehören; von der Zooea gilt dasselbe. Es bleibt nach wie vor die völlig verkürzte Entwickelung von *Astacus* als eine Anpassung an das Süßwasser bestehen, so gut wie die abgekürzte bei *Gecarcinus*, den Hedriophthalmen, dem Hummer, *Crangon* und *Palaemon*, besonders gesteigert bei jenem *Palaemon* in den Bächen bei Blumenau. Kurz die hier gegebene Deutung des Nauplius hat mit den staunenswerten Arbeiten eines Claus, Fritz Müller u. s. w. gar nichts zu thun. Deren Ableitungen gelten innerhalb der Kruster als Wassertiere, die vorliegenden haben Bezug auf die Verwandtschaft mit den Spinnen oder auf einen gemeinsamen terrestrischen Vorfahren.

Einen der Haupteinwürfe gegen solchen Vergleich bildet indes die Gabelung der beiden hinteren Extremitätenpaare des Nauplius. Soll man nicht daran denken, dass die Gabelung auf eine Vermehrung der Atemfläche hinausläuft! Bei den Wassermilben (198) schon sahen wir, dass die Beine zur Respiration sich anschicken, bei den Krebsen ist die Atmung durchweg mit den Beinen verbunden, naturgemäß, denn die Respiration konnte nicht besser angebracht werden als da, wo die Locomotionsorgane von selbst den Wasserwechsel besorgten. Das erste Gliedmaßenpaar war mit seinem Vorrücken vor den Mund zur Antenne geworden, also der Respiration mehr oder weniger entzogen. Um so mehr mussten die beiden anderen eintreten. Freilich erklärt sich daraus noch nicht die Gliederung beider Gabeläste, wenn man nicht eben auch den erhöhten Wasserwechsel durch die gesteigerte Beweglichkeit beider in Betracht ziehen will.

Die Atemorgane der erwachsenen Kruster aber deuten, vom Nauplius ganz abgesehen, an und für sich vielleicht auf terrestrische Ahnen. Denn wenn der Urkrebs im Wasser gelebt hätte, so wäre wohl anzunehmen, dass die von ihm erworbenen Kiemen sich auch durch die gesamte Reihe der Crustaceen gleichmäßig erhalten hätten. Das ist aber bekanntlich nichts weniger als der Fall. Vielmehr atmen alle Krebse, nach Gruppen getrennt, beinahe verschieden, die Copepoden durch den After, die Branchiopoden, die Phyllopoden schlechtweg, durch Beinanhänge, und zwar so ungefähr an allen Beinen, *Limulus* hat die Kiemen unter den Plattenfüßen des Hinterleibes, ähnliche Form, Stellung und Funktion treffen wir bei den Asseln, die Trilobiten haben Spiralkiemen an fast sämtlichen Extremitäten. Die Malacostraca haben die Kiemen überhaupt erst wieder erworben durch allerlei Neuanpassungen. *Nebalia*, ihre merkwürdige Urform, die sich vereinzelt erhalten hat, entbehrt derselben ganz, *Cuma* hat nur eine, die Podophthalmen haben besondere bestentwickelte an den Thoracalbeinen u. s. w. Kurz der Reichtum ist

erstaunlich, und die Hauptsache bleibt, er ist überall, wo überhaupt besondere Organe für die Atmung vorhanden sind, mit den Beinen verquickt, den natürlichen Apparaten für den Wasserwechsel. Leichter dürfte es jedenfalls sein, solche Divergenzen als Neuerwerbungen von Vorfahren aufzufassen, die gar keine Kiemen hatten, denn als Rückschläge, die immer wieder Reste einer alten Einrichtung an verschiedenen Stellen hervorbrechen lassen. Die Polymorphie ist zu groß. Die Erklärung wird auch hier am ungezwungensten durch die Annahme terrestrischer Lebensweise jener Ahnen. Fasst man die Sache so, dann kann man auch die zweiklappige Schale der Cypriden als eine Landanpassung deuten, erworben als Trockenschutz in alter Zeit, als die Tiere nicht längst erst vom Land ins Wasser zurückverbannt waren; mit anderen Worten, die Süßwasserostracoden sind wohl älter als die marinen. Doch haben die Larven der Cirripedier eine verwandte Einrichtung, und so ist es kaum möglich, über diese uralten Formen ein sichtendes Urteil abzugeben. Die Einzelanpassungen sind wohl auch für den besseren Kenner dieser vielgestaltigen Klasse bei dem hohen Alter und den vielen Wandlungen noch nicht spruchreif.

Achtzehntes Capitel.

Die Pantentoma.

Die Bezeichnung Pantentoma soll keineswegs den Anspruch erheben, als ob sie eine scharfe Scheidewand zwischen zwei Gruppen von Tieren aufrichtete, so dass damit ein Charakter angedeutet wäre, der beide vollkommen trennte. Vor der Hand ist leider an einen solchen noch nicht zu denken; vielmehr ist das ungeheure Heer der Gliedertiere von einem so erdrückenden Formenreichtum und hat eine solche Menge von Andeutungen morphologischer Übergänge und Wechselbeziehungen unter einander, dass man sich in einem weit verschlungenen Labyrinthe zu befinden glaubt, dessen Irrgänge an vielen Stellen mit einander communicieren. Der Ariadnefaden könnte verschiedene Richtungen einschlagen. Es soll durch die vorliegende Bezeichnung Pantentoma bloß ausgedrückt werden, dass Verschmelzungen über den Kopf hinaus in dieser Gruppe nicht vorkommen oder doch nur solche, welche zwei Segmente im höchsten Falle umfassen. Nur an den untersten Stufen ist eine Sonderung, wie es scheint, noch nicht eingetreten oder eine anfangs schwache Abgliederung wieder verschwunden; man könnte diese letzteren in die beiden Gruppen der Stelechopoden und der Onychophoren vereinigen.

A. Die Stelechopoden oder Stummelfüfser.

Die hierher gehörigen Tiere sind mehr als einmal den Spinnen beigezählt worden.

a. Die Tardigraden oder Bärtierchen.

Die Bärtierchen verdienen den ersten Platz teils in systematischer, teils in biologischer Hinsicht. In letzterer als alte Zwischenformen, die die Luft nicht scheuen, aber Feuchtigkeit als notwendige Lebensbedingung verlangen, scheinen sie auf einen uralten Zustand höherer Landfeuchtigkeit zurückzuweisen und sich jetzt allmählich auf die hygroskopischsten Landpflanzen, die Moose, zurückgezogen zu haben. Systematisch sind die Tardigraden noch keineswegs sicher untergebracht. Lassen sie Mangel aller Wimperung und glatter Muskulatur als echte Landtiere erscheinen, dann liegt es nahe, in dem Mangel von Antennen, in den vier Beinpaaren, sowie dem mit zwei Stileten versehenen Rüssel Anklänge an die Milben zu finden, und in der That hat man sie als Moosmilben bezeichnet. Andererseits sind neuerdings Bütschli und namentlich Plate dafür eingetreten, dass sie anneliden-artigen Vorfahren der Insekten näher stehen. Dafür spricht der Charakter ihrer einfachen Extremitäten mit den Hypodermisverdickungen an deren Klauen, welche, als Coxaldrüsen, vielleicht am direktesten an die Borstendrüsen der Würmer erinnern, vor allem die ventrale Ganglienkette, bestehend aus paarigen Nervenknoten, die an Zahl den Anhängen entsprechen und durch Längscommissuren mit einander und mit einer vor dem Schlund gelegenen Hirnmasse verbunden sind. Indes deuten doch vielleicht die nur bisweilen vorhandenen Augenflecke, der Besitz Malpighischer Excretionsorgane, die so sehr ungeschickte Form der aller Gliederung entbehrenden Fußstummel, die undeutliche Segmentierung des Leibes mit den obigen Merkmalen echt-terrestrischer Lebensweise darauf hin, dass wir es in ihnen zwar mit alten Landtieren, die der Urform der Protracheaten nahe standen, zu thun haben, dass

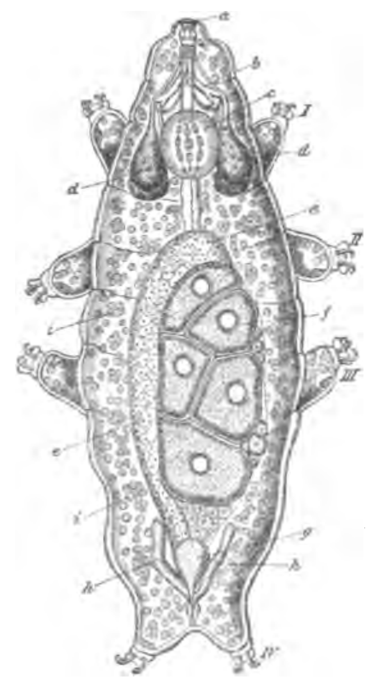


Fig. 157. *Macrobiotus Schultzei.* *a* Mund, *b* Mundspitze, *c* Schlundkopf, *d* Speicheldrüsen, *e* Magen, *f* Eierstock, *g* Samenblase, *h* Hoden, *i* Zellen in der Leibeshöhlenflüssigkeit. (Aus Leunis.)

sie aber beträchtlich regressiv umgebildet sind. Der Mangel aller Atmungs- und Kreislaufsorgane ist wohl nur so zu erklären*).

b. Die Myzostomiden.

»Zumeist kreisrunde Scheiben von 0,5 mm bis 1 cm Durchmesser, von zarter weicher Consistenz, mit 5 Paar Fußstummeln und 4 Paar Saugnäpfen auf der Bauchseite, mit Mund und After und einem baumförmig verzweigten Darmkanal, mit zumeist zwitterigen Geschlechts-

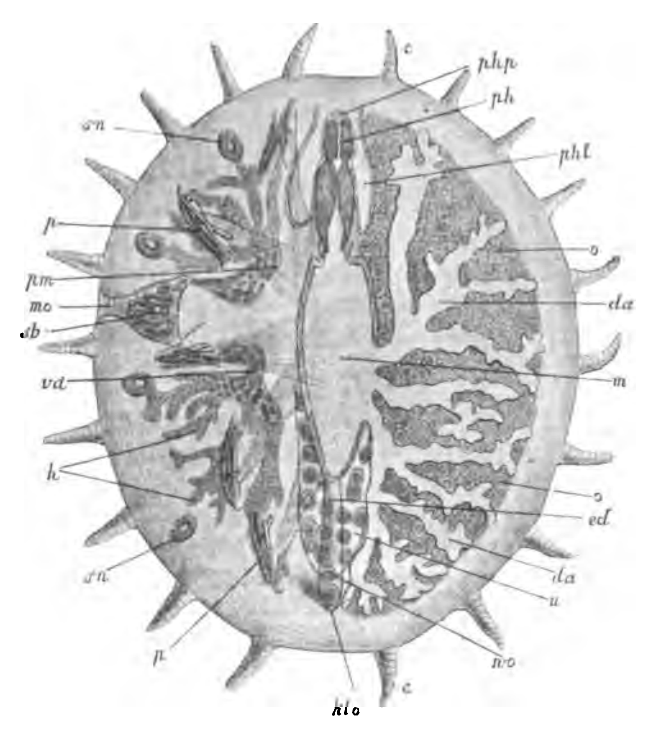


Fig. 158. *Myzostoma cirriferum.* In beiden Körperhälften sind verschiedene Organe dargestellt. *p* Parapodien, *pm* deren Muskeln, *sn* Saugnäpfe, *c* Cirren, *php* Pharynxtentakel, *ph* Pharynx, *pht* Pharyngealtasche, *m* Magen, *da* Darmäste, *ed* Enddarm, *u* Uterus, *o* Eierstöcke, *wo* weibliche Geschlechtsöffnung in die Kloake, *klo* deren Öffnung, *mo* männliche Geschlechtsöffnung, *sb* Samenblase, *vd* Vas deferens, *h* Hoden. (Aus O. Schmidt-Lang.)

organen und einer ventralen Ganglienmasse, von deren Vorderende ein den Schlund umgreifender Nervenring abgeht«. Wenn diese Tierchen wirklich hierher gehören, dann sind sie uralte Rückwanderer ins Meer; sie leben schmarotzend an Crinoiden, waren aber schon in frühesten

*) Wenn es Rädertiere giebt mit paarig geordneten Fußstummeln (*Hexarthra*), so liegt doch wohl noch kein Grund vor, solche in unmittelbaren Zusammenhang mit Tardigraden oder mit dem Nauplius zu bringen, die wimperlos sind.

Zeiten die gleichen Schmarotzer, wie v. Graff an den gallenartigen Anschwellungen selbst von Paläocriniden bereits nachgewiesen hat (182).

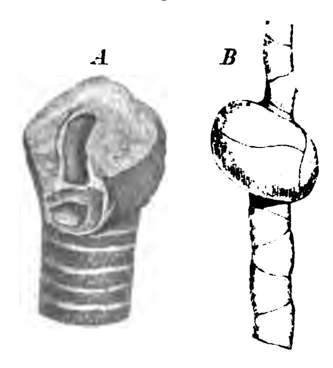
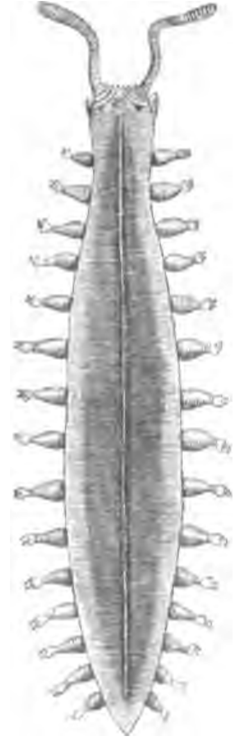


Fig. 159. Myzostomagallen an Crinoiden, fossil und recent. (Nach von Graff.)

B. Die Onychophoren.

Peripatus kennzeichnet wahrscheinlich eine andere, wahre Übergangsstufe zwischen Anneliden und Tracheaten, ob aber gerade einen uralten Rest oder eine für sich nach denselben gesetzmäßigen Einwirkungen vielleicht erst später entstandene Form, ist wohl kaum zu sagen.

Die verschiedenen Arten von Westindien, Neuseeland, Australien und vom Caplande führen alle dieselbe hygrophile Lebensweise, versteckt, unter feuchtem Holz u. dergl. Halb raupen-, halb chilopodenartig im Äußeren, haben sie doch sehr viele besondere Züge. Der wurmförmige Körper ist nicht gegliedert; ziemlich deutlich gegliedert sind dagegen die plumpen, mit je zwei Klauen versehenen Beinanhänge, die in ihrer Zahl nach den Arten schwanken. Das vorderste Paar ist zu Kiefern umgewandelt. Neben diesen liegen die papillenartigen Stummel, auf ihnen münden die Drüsen, die das zähe fadenförmige Secret liefern, das selbst auf spannenweite Entfernung dem Angreifer entgegengeschleudert wird. Besonders erwähnenswert sind die langen Antennen, die aus dem embryonalen Scheitellappen entstehen. Eine echte Landanpassung zeigt sich in den kurzen Tracheenstämmen, die sich bald in Büschel einzelner Röhrchen auflösen, mit noch undeutlicher Anlage des Spiralfadens; aber die Stigmen sind regellos über den Körper zerstreut, höchstens kann man eine ventrale Medianreihe als geordnet betrachten. Sie entbehren des Klappenverschlusses der höheren Tracheaten. Die Malpighischen Gefäße fehlen, dafür wird noch die Harnabscheidung durch Segmentalorgane, wie bei den Anneliden, besorgt. Ganz besonders zu betonen ist der Mangel der Querstreifung an der Muskulatur (außer der an den Kauwerkzeugen). Trotzdem ist die Bewegung nicht gerade langsam, und findet, wie bei *Geophilus* etwa, ebenso gut rückwärts wie vorwärts statt. Ein kleiner *Peripatus capensis*, zusammengezogen 1,5 cm, gestreckt bis 4 cm lang, kroch in


Fig. 160. *Peripatus novae Hollandiae*. (Aus Schmidt-Lang.)

einer Minute eine Strecke von 20—25 cm (199). Das mag nicht wenig sein, doch bringen es unsere Landschnecken von gleicher Größe, etwa *Agriolimax agrestis*, immerhin auf mehr als die Hälfte. Die Bewegung erscheint wohl bloß so schnell, im Vergleiche mit den Juliden, denen das Tier auch durch sein Einrollen ähnelt; aber die Beine sind doch auch im Verhältnis zum Rumpf viel dicker und plumper, als die der Chilognathen, deren zarter Bau den Muskeln eine viel größere Leistung bei der Förderung des schweren Leibes auferlegt. Wie bei der letzteren werden die Füße nicht ganz so regelmäßig in Gruppen bewegt, das bekannte wellenförmige Spiel gegenüber dem paarweise gleichzeitigen Auftreten, d. h. der Galoppbewegung einer Raupe. Eine besondere Anpassung an die Landbewegung bedeutet es schon, dass *Peripatus*, indem er die breiten drei Sohlenflächen an der Unterseite der Füße aufsetzt, (— die Krallen werden nur in weichen Boden eingeschlagen —) an senkrechten Glaswänden empor kriechen kann. Doch ist wohl das Haften noch schwach genug, denn es gelingt nur dem jungen Tiere, und auch dieses vermag nicht an der Unterfläche einer horizontalen Glastafel sich zu halten.

Nimmt man dazu das strickleiterförmige Bauchmark mit weit von einander entfernten Längsstämmen, an denen nur undeutliche Ganglienanschwellungen hervortreten, dann hat *Peripatus* eine von allen übrigen Arthropoden immerhin weitab liegende Stellung einzunehmen, er ist zwar

Fig. 161. *Peripatus capensis*. *g* Hirn, *a* Antenne, *op* Schleimpapille, *sd* Schleimdrüse, *sr* Schleimreservoir, *so* Nephridien, *go* Genitalöffnung, *an* After, *ph* Pharynx, *n* Längsnervenstämme, *cd* verlängerte Coxaldrüsen des letzten Fußpaares. (O. Schmidt-Lang.)

ein Landtier, aber ein solches, auf welches die specifische Einwirkung der terrestrischen Lebensweise nur noch ganz unvollkommenen Einfluss gehabt hat. Er ist noch nicht die elegante, starrgegliederte und geordnete Bewegungsmaschine geworden, welche alle Landarthropoden darstellen. Wenn er sich über die Würmer erhebt in der bestimmten Richtung, so darf er doch wohl noch keineswegs den Myriopoden, Symphylen oder irgend einem lebenden Gliedertierzweig an die Seite gestellt werden, denn alle diese sind, auch in den einfachsten Fällen, Produkte lang andauernder Anpassung, deren Vorfahren irgend eine oder die andere höhere Stufe, sei es der Trocknis, sei es der Locomotion durchlaufen hatten, die ihrer Organisation durchgreifend festes Gefüge aufprägte. Für die Beurteilung der Tracheen muss man wohl die nicht unbeträchtliche Größe des Tieres mit in Rechnung ziehen, dem bloße Hautatmung durch eine stärker verdickte Cuticula nicht genügen konnte.

C. Die Myriopoda und Apterygogenea (Apterygota).

Bei der Zwitterstellung, welche nach den neueren Anschauungen die durch die einzige Gattung *Scolopendrella* repräsentierten Symphylen einnehmen, so dass sie bald zu den von Anfang an flügellosen Thysanuren, bald zu den Tausendfüßern gerechnet worden sind, ist es wohl erfreulicherweise gestattet oder selbst geboten, beide Klassen von Gliedertieren zusammenzufassen und auf gemeinsamen Ursprung zurückzuführen. Charakteristisch sind für sie die aus den embryonalen Scheitellappen, dem Frontalstück nach Haase (203), sich abgliedernden Antennen, sowie ein entsprechendes Analstück mit einem ähnlichen Anhangspaar, ebenso die anfangs geringere Zahl der Segmente und die nachherige präanale Einschiebung. Dabei kann es fraglich bleiben, ob das Frontalstück als besonderes Segment aufzufassen sei, das uns jetzt in schon weiterer Umbildung vorliegt; ja wenn man an die podophthalmen Malacostraken denkt, deren Augenstiele von manchen als Gliedmaßen gedeutet werden, so bleibt es selbst nicht ausgeschlossen, dass in dem Stirnstück ein Rest mehrerer Körperringe zu erblicken sei. Auf die Lage der Fühler vor dem Mund, welche die Gegenüberstellung von Spinnen und Antennaten veranlasst hat, ist nicht zu viel Gewicht zu legen, da die erste Anlage der Fühler nach Heider und Graber nicht vor, sondern hinter dem Munde auch hier statt hat. Noch mehr aber wäre Jaworowsky's oben gewürdigte Entdeckung von Fühlern bei einem Spinnenembryo heranzuziehen, welche zu zeigen scheint, dass die Wurzeln der Antennaten

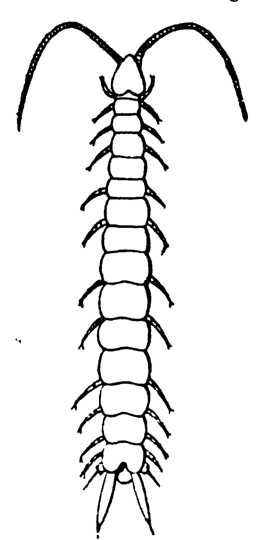


Fig. 162. *Scolopendrella immaculata.*

und Arachniden nicht allzu weit von einander entfernt lagen, und bei der möglichen Zusammengehörigkeit der Kruster und Spinnen wäre ein gemeinsames Band für alle Arthropoden gefunden, wie es im Großen und Ganzen bei der Ableitung von Anneliden kaum anders zu erwarten ist. Sieht man davon ab, so liegt der Hauptunterschied zwischen den einfachsten Hexapoden und den Myriopoden zunächst in dem festen Numerus der Segmente bei jenen, und im unbestimmten bei diesen. Die Insekten haben in ihrer Anlage durchweg drei Kopf-, drei Thoracal- und, wie es scheint, zehn Abdominalsegmente, die Myriopoden wechseln außerordentlich. Um gleich den einen häufig discutierten Punkt abzumachen, man darf den Anknüpfungspunkt keinesfalls bei der Juluslarve suchen, die anfangs drei Beinpaare besitzt wie die Kerfe. Jener erwähnte circulus vitiosus, nach welchem aus diesem Grunde die Chilognathen von Hexapoden abzuleiten seien, während umgekehrt die Andeutung von Polypodie die Insekten mit den Tausendfüßern zusammenbringen müsste, mag bei Seite gelassen werden. Wichtiger ist, dass die drei Beinpaare der Juluslarve gar nicht den Insektenbeinen homolog sind; denn das eine eingeschobene fußlose Segment beweist, dass das letzte Beinpaar in Wahrheit nur dem ersten abdominalen an die Seite gestellt werden könnte, womit dieses allerdings eine besondere Wichtigkeit erhält, worauf wir zurückkommen.



Fig. 163. Juluslarve. (Aus Hatek.)

Die sämtlichen Tiere, um die es sich hier handelt, sind ausgezeichnet durch ihre primitive Lebensweise und ein hohes Feuchtigkeitsbedürfnis. Sie gehören den Terricolen, Humi- und Muscicolen, den Ripariern und Nocturnen zu (s. o.). Dass sie aus Anneliden hervorgegangen, ist sicher nach heutigen Anschauungen; wenigstens ist Fr. Müller's ansprechender Gedanke, ob nicht die Insekten aus der Krebszoëa entstanden seien, meines Wissens in neuester Zeit von allen Specialarbeitern auf diesem schwierigen Gebiete zurückgewiesen worden. Die mechanischen Momente, welche bei der Erhärtung des Chitinskelets auf dem Lande die Fußstummel der Würmer zu gegliederten Beinen umwandelten und die glatte Muskulatur zur quergestreiften, sind im Ganzen dieselben, wie bei den Spinnen. Anders die Frage, wie anfangs die Atmung vor sich gegangen sei. Hier kommen wir vor das noch kaum discutable Problem, welches die ursprüngliche Körpergröße sein mochte. Leider kann hier die Paläontologie nicht helfend eintreten, da die kleinen zarten Formen nicht erhalten sind: denn die Bernsteinpetrefakten, trefflich conserviert wie sie sind, zeigen doch nur weit umgewandelte späte Geschöpfe. Waren die Tiere minimal, dann mochte anfangs Hautatmung genügen; denn für diese ist die absolute Dicke der respirierenden Membran maßgebend, feuchte Umgebung vorausgesetzt. Aus dieser würde sich mit zunehmendem Volum innere Tracheenatmung nötig gemacht haben. In der That haben wir in den

kleinen **Pauropoden** von etwa 1 mm Länge sehr primitive Formen vor uns, die vielleicht in mancher Hinsicht den Anforderungen an eine solche Urform genügen würden. Ihre Lebensweise unter Steinen, altem Laub der Wälder, ihre gleichmäßige Gliederung mit der regelrechten Verteilung der Beine würde sie als solche erscheinen lassen; doch deuten ihre Augenlosigkeit, die Verschmelzung einzelner Ringe, sowie die merkwürdigen Fühler mit einer Geißel am vorletzten und zweien am letzten Glied vielleicht auf weitere Umbildungen; wenigstens neigt man zu solcher Auffassung. Sicherlich stehen sie ursprünglichen Formen nahe. Tracheen konnten noch nicht erwiesen werden, sie scheinen in der That durch die Haut zu atmen. (Besondere Hautkiemen werden wir später erwähnen).

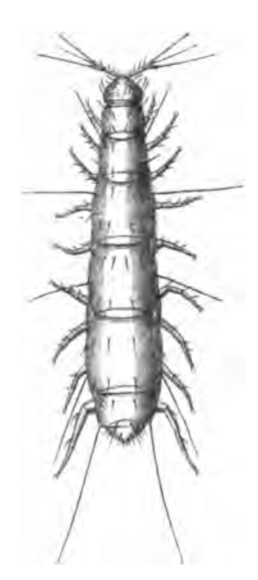


Fig. 164. *Pauropus Huxleyi.*

Ganz anders, wenn man sich an die ältesten **paläontologischen Beweise** wendet. Diese scheinen darauf hinzudeuten, dass nicht anfangs kleine und allerkleinste Würmer die Auswanderung unternahmen, sondern dass sich ursprünglich **große Formen** einer amphibischen Lebensweise anpassten, nicht nur auf feuchten Boden, sondern geradezu wieder ins Wasser zurückgehend, völlig verschieden also von *Peripatus* und *Pauropus*. Freilich bleibt nicht ausgeschlossen, dass auch diese **Myriopoden**, die wir uns ansehen müssen, bereits Rückwanderer waren; doch knüpft der Ideengang, den die moderne phylogenetische Betrachtung der Hexapoden genommen hat, wohl am besten gerade an jene Formen an. Diese **Archipolypoden** Scudder's (26) beschränken sich auf die paläozoische Formation. Zum Teil große Tiere, den größten lebenden Myriopoden der Tropen ebenbürtig, tragen sie Merkmale amphibischer Lebensweise an sich. Im Körperbau mehr den Juliden gleichend, von cylindrischem Querschnitt, im vorderen Drittel am dicksten, mit deutlich verschmolzenen Kopfsegmenten, haben sie die Körpersegmente aus einem Paar Ventralplatten und einem mehr oder weniger deutlich geteilten Dorsalschild zusammengesetzt. Letzteres bedeckt den Rücken und den größeren Teil der Seiten und zerfällt in ein geripptes, häufig mit Stacheln oder Höckern geschmücktes, vorderes und ein flacheres und tieferes Hinterstück. Die Ventralplatten sind ebenso breit als der Körper; jede derselben trägt ein Paar langer, an ihrer Basis einander genäherter Beine, und außerhalb derselben eine große, quer gestellte Atemöffnung.*) Bei *Acantherpestes* nun, einer Gattung mit großen,

*) Wenn diese Tiere in der See, bez. der Brandungszone lebten, dann gewinnen die früher erwähnten *Geophilus maritimus* und *submarinus* erhöhte Bedeutung, zumal Myriopoden im Süßwasser fehlen.

an der Spitze geteilten Stacheln, liegen zwischen den Beinpaaren annähernd dreieckige Öffnungen, die man als Kiemenöffnungen deutet und die wohl andererseits als Homologa von Coxaldrüsen gelten müssen. Waren hier dünnhäutige, durch Blut schwellbare Kiemen angebracht, die vielleicht durch Muskeln retrahiert werden konnten? Immerhin weisen die

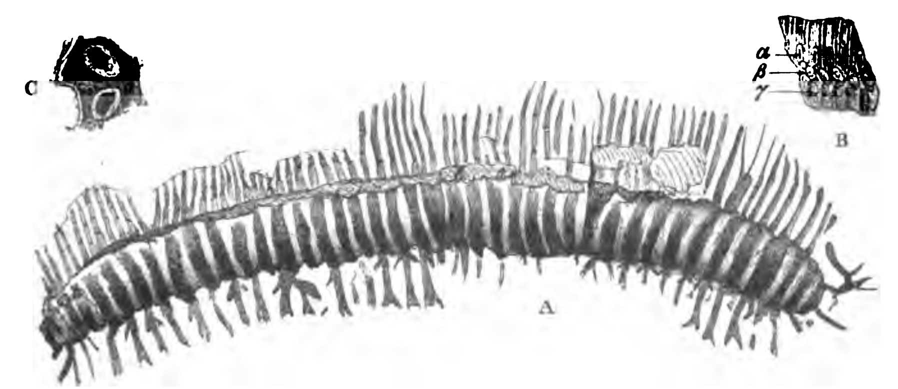


Fig. 165. *Acantherpestes major.* Carbon. $^1/_2$. B Bauchseite in nat. Gr. (α Branchienöffnungen, β Basis der Beine, γ Stigmata). C 2 Branchienöffnungen vergr. (Nach ZITTEL.)

complicierten Stacheln, so gut wie die Ringteilung, auf eine höhere Complication hin, ebenso zeigt das dicke, lange Borstenkleid der Archijuliden, zum mindesten des carbonischen *Trichiulus villosus* (26. S. 729), dass die jetzigen Juliden mancherlei Umwandlungen hinter sich haben.



Fig. 166. *Palaeocampa anthrax.* Carbon. Dazu eine Nadel in 500facher Vergr. (Nach ZITTEL.)

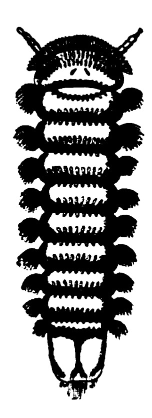


Fig. 167. *Polyxenus lagurus.* $^{16}/_1$.

Dem *Peripatus* am meisten ähnelt vielleicht die zu einer besonderen Ordnung der Protosygnatha erhobene carbonische *Palaeocampa* von Nordamerika, wenigstens stimmen die plumpen Beine, an denen freilich die Krallen fehlen, am besten mit den Extremitäten der Onychophoren überein. Sie haben die anfängliche Verwechslung mit Bärenraupen

mit verschuldet, so gut wie der Besatz mit vier Reihen von Borstenbündeln, die wiederum das gleiche Ornament andeuten, das sich unter den lebenden Myriopoden ausschließlich beim *Polyxenus* erhalten hat.

Dieses merkwürdige Tierchen nimmt noch jetzt eine Art von Mittelstellung zwischen Chilopoden und Chilognathen ein. An letztere erinnert die Lage der Genitalien und die Verdoppelung resp. Verschmelzung der Segmente, von denen die ersten vier und das letzte je ein, die übrigen je zwei Beinpaare tragen. Die Struktur der Segmente dagegen ist mehr chilopodenhaft, da die Beine auseinanderstehen und eine Bauchregion zwischen sich lassen, ebenso die Bildung des Bauchmarks und die Gestalt der langen, haarförmigen, in Spermatophoren eingeschlossenen Spermatosomen (204).

Die Chilopoden und Diplopoden oder Chilognathen gehen weit genug auseinander. Dass es bei diesen sich um Segmentverschmelzungen und nicht um Verdoppelung der Beine handelt, ergiebt sich aus den Stigmen und den Ostien des Herzens, denn auf jedes Doppelsegment kommen auch davon zwei Paare. Die übrigen Unterschiede bringen durchweg die Chilopoden den Insekten näher. So haben sie drei Paar zu Mundwerkzeugen umgebildete Gliedmaßen oder Gnathiten, die Diplopoden nur zwei, die Beine stehen, wie erwähnt, weit auseinander, die Stigmen liegen an der Körperseite außen und über den Beinen, während sie sich bei den Diplopoden zwischen und selbst in die Coxalglieder hineinschieben. Die Genitalien sind nach Form und präanaler Ausmündung denen der Hexapoden ähnlich, die der Chilognathen mit ihrer weit vorn gelegenen Öffnung stehen isoliert. Vielleicht ist auch die postembryonale Vermehrung der beintragenden Segmente von 9 auf 17 bei *Lithobius* und verwandten Formen ein Zug, der sie den Insekten nähert, insofern, als sie auf eine anfangs geringere Zahl deutet; doch findet jene Vermehrung vor dem Genitalsegment statt, kann also kaum als eine nachträgliche Sprossung gelten (384). So repräsentieren also die Chilognathen einen weit abgezweigten Ausläufer, die Chilopoden aber sind den Hexapoden näher verwandt und erlauben Schlüsse auf die Beschaffenheit der Ahnen. Noch mögen die Stinkdrüsen der Chilognathen erwähnt werden, die foramina repugnatoria, die, als spätere Einsenkungen, an Stelle der Borstenbündel von *Polyxenus* auftreten. Darf man den Schluss ziehen, dass beiden Bildungen als gemeinsame Grundlage weiche, hämale Notopodien von Anneliden, Kiemen also, zu Grunde lagen? Analogien werden wir zu erwähnen haben.

Wenn die Symphylen, d. h. *Scolopendrella,* zu den Thysanuren in naher Beziehung stehen, so bleibt doch manches, das als secundäre Anpassung gedeutet und bei der Reconstruktion ausgestorbener Protosymphylen als der ältesten gemeinsamen, polypoden Vorfahren der Myriopoden und Hexapoden wieder beseitigt werden muss, wenn überhaupt eine derartige Abstraktion realen Boden unter sich hat. Die Einfachheit der Segmente, die Unbestimmtheit der Mundteile ist größer als bei irgend welchen anderen Tracheaten. Die Beschränkung aber der

Tracheenöffnungen auf die Unterseite des Kopfes, die Verkümmerung der Augen, die Umbildung des dreizehnten, der Ganglien noch entbehrenden Beinpaares zu Tastorganen sind spätere Erwerbungen. Ob die Ausmündung der Genitalien in einem Schlitz hinter dem dritten Beinpaare ebenso zu deuten, muss noch dahingestellt bleiben; bei den Chilognathen ist es wenigstens ähnlich, auch haben sie mit *Scolopendrella* die innige Verschmelzung der zwei letzten Kieferpaare zu einem schon in der ersten Embryonalanlage als einfacher Anhang erscheinenden Gnathochilarium gemein (Haase).

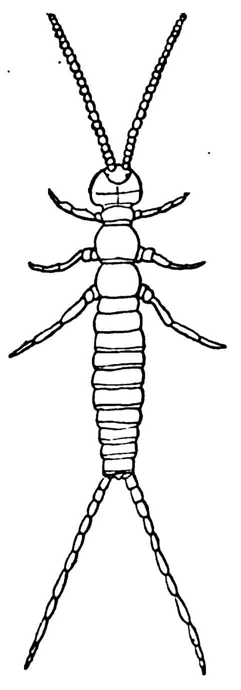


Fig. 168.
Campodea staphylinus.

Nach der anderen Seite reihen sich naturgemäß die Apterygogenea Brauer's an, die Thysanura und Collembola (201), die Borsten- und Springschwänze, die Lepismiden und Campodeiden, die Sminthuren, Templetonien und Lipurinen. Die berühmte *Campodea* steht der Urform der Hexapoden am nächsten, wenn auch die ältesten Kerfe viel größer gewesen sein mögen; der letzte Hinterleibsring trägt am deutlichsten zwei gegliederte Anhänge, die man der Form nach am besten den Fühlern vergleichen muss. Das erste Abdominalsegment hat beinartige Anhänge, die bei jungen Tieren relativ stärker entwickelt sind. Die ganze Bauchseite der Abdominalsegmente erinnert durch Zellreichtum und starke Tinktionsfähigkeit an embryonales Gewebe. Die Anhänge sitzen (wenn wir E. Haase in seinen teils eignen, teils Grassi's ausführlichen Studien u. a. entnommenen Ausführungen folgen, 202. 211) mit den Thoracalbeinen in einer Richtung und zeigen auch eine undeutliche Segmentierung in zwei bis drei Glieder. Auch die verkümmerte Muskulatur, die an sich entwickelnde Symphylen erinnert, ist auf die der Thoracalbeine zurückzuführen, sie lässt sich bis zum letzten Gliede der Stummel nachweisen. Am zweiten Hinterleibsring findet sich dafür außen ein griffelartiger, beweglicher Zapfen und innen ein mit sehr großen, zum Teil drüsig entwickelten Hypodermiszellen ausgekleideter Hautsack, durch Einströmen von Blut hervorgestülpt, durch Längsmuskeln, die bis in die Spitze reichen, retrahiert. Nach dem Körperende zu, wenigstens bis zum Ende des siebenten Abdominalsegmentes, wird die Verflachung der Duplicaturen und ihre Verschmelzung mit den Bauchschildern immer stärker, zugleich nehmen die





Fig. 169. *Sminthurus fuscus* von oben und unten.

Hautsäcke an Größe ab und die griffelartigen Sporne daran zu. Am achten Hinterleibsring treten die Säckchen in den Leib zurück und zugleich in die Mitte zusammen vor die Ausmündungen der Geschlechtswerkzeuge. Wie bei *Japyx* fehlen von diesem Segment an auch die beweglichen Sporne. — Bei *Japyx gigas* liegt jederseits vom schmalen, unpaarigen Bauchschilde des ersten Abdominalsegments eine dreiteilige, taschenartig eingesenkte, mit Rückziehmuskeln und Nerven verbundene Masse von Drüsenzellen, deren Ausführgänge in eigentümliche, hohle Haarzapfen führen. Bei allen *Japyx*-Arten findet sich am Rande der einem Beinrudiment entsprechenden, mit dem Bauchschilde verschmelzenden Duplicatur ein ungegliederter, einem gewöhnlichen Endsporn durchaus ähnlicher, beweglicher Chitinanhang.

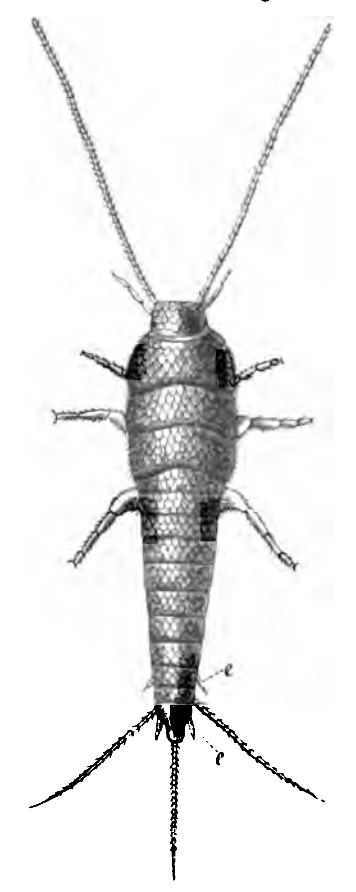


Fig. 170. *Lepisma saccharina* 6/1. *e* Abdominalhänge.

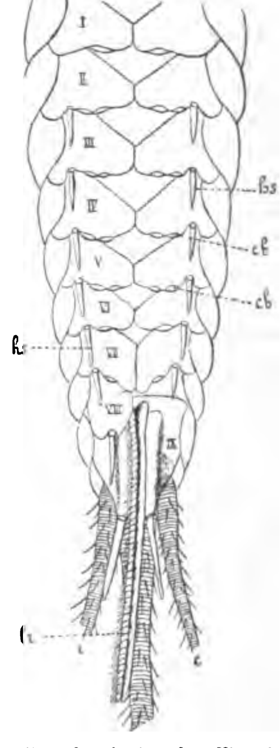


Fig. 171. Bauchseite des Hinterleibes von *Machilis maritima* ♀. *c* Cerci des zehnten Abdominalsegments, *cb* ausstülpbare Bläschen, *hs* Hüftsporne, *lr* Legeröhre. (Aus Lang.)

Ähnlich trägt *Nicoletia* Ventralsäcke und Endsporne am zweiten bis achten Hinterleibsring, *Lepismina* Sporne nur an den drei vorletzten Segmenten, am ersten bis achten Ventralsacke; *Lepisma* hat die letzteren

nicht, nur Sporne*) am siebenten bis neunten Ringe. *Machilis* hat Bauchsäcke, »zarte ausstülpbare Bläschen am Hinterrande der Bauchplatten« wie überall, ohne Tracheen. (Bei Pterygoten gehen die abdominalen Beinreste in das Hautskelet über, 364).

Unter den Chilopoden haben *Lithobius* und *Henicops* etwas Homologes, nämlich die fadenförmigen Coxaldrüsen der vier oder fünf letzten Laufbeinpaare, Scolopendriden und Geophiliden, bei denen die Hüften verkümmern, entsprechende Pleuraldrüsen nur am letzten beintragenden Segment. *Scolopendrella* zeigt an der Hüfte des zweiten Beinpaares ein lappenartiges Blättchen, das sich im nächsten Segment zu einem nur in geringem Maße ausstülpbaren Coxalsäckchen umwandelt. Am zwölften Segment bleibt der Coxalsack auf ein ovales weicheres Hautstück reduciert. An unentwickelten Beinen junger Tiere findet man indes noch keine Spur von Anhängen an der Hüfte, eine Thatsache, die, nach dem so üblichen Princip der Embryologie gedeutet, jeder Inanspruchnahme dieser Bildungen für die Phylogenie sich widersetzen würde (205). Und doch wird man kaum umhin können, altererbte Anlagen in ihnen zu erblicken. Auch bei Diplopoden kommen mehrfach ausstülpbare Hüftsäcke vor, am stärksten am dritten Beinpaare, d. h. an dem, welches dem ersten Hinterleibsringe der Kerfe entspricht.

Selbstverständlich liegt es nahe, die Kiemen der Archipolypoden (s. o.) hier anzureihen.

In der That hat man wahrscheinlich alle diese Ventralsäcke noch jetzt zum guten Teil als Kiemen, bez. Organe für äußere Hautatmung anzusehen. *Machilis* stülpt, nach Oudemans (206) und Haase, die Hautsäcke hervor, in relativ warmer und zugleich feuchter Atmosphäre, und zwar nur, wenn sie ganz ruhig und unbehelligt ist, so dass an Werkzeuge zur Abwehr, Stinkdrüsen oder dergl.. nicht zu denken ist. Mit solcher Auffassung geht die Verkümmerung oder doch der Mangel der Tracheenentwickelung Hand in Hand, sowohl bei den Diplopoden als den Collembola, höchstens *Sminthurus* hat Stigmen am Vorderrande des Prothorax. Umgekehrt fehlen die Ventralsäcke den Thysanuren, welche ein stärker entwickeltes, mit Längsstämmen versehenes Tracheensystem vom Typus der Orthopteren besitzen. So treten also die Ventralsäcke, als Luftkiemen, wenn man so sagen darf, vicariierend für die Tracheen ein. Danach wird man sich fragen müssen, ob die Auffassung Scudder's, wonach jene Archipolypoden eine amphibische Lebensweise führten, mit Notwendigkeit

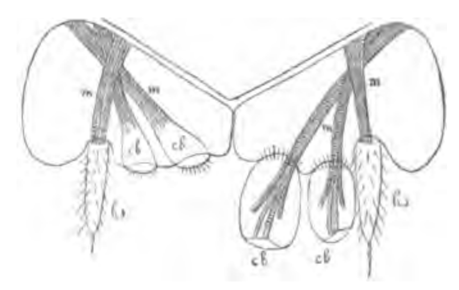


Fig. 172. Ein Bauchschild von *Machilis maritima*. *m* Muskeln von *cb*. (S. vor. Fig.) (Aus Lang.)

*) Neuerdings nimmt Haase alle diese Sporne einfach als Haargebilde (384).

aus dem Besitz der Kiemenöffnungen zu folgen habe. Man könnte ebenso an intensive Luftatmung, durch Kiemen, denken; allerdings in Zeiten oder an Orten, wo die Atmosphäre noch durchweg einen hohen Feuchtigkeitsgrad besaß; sonst wenigstens wären derartige Atemorgane mit der Größe der Tiere schwerlich vereinbar.

Möglicherweise haben diese Luftkiemen auch einen Funktionswechsel durchgemacht, sie könnten als klebende Haftorgane dienen oder (nach Reuter) Einrichtungen sein zur Wasseraufnahme. Dass drüsige Epithelien in ihnen vorkommen, wurde vorhin erwähnt.

Als Grundgedanken wird man wohl festhalten dürfen, dass Formen, wie die Juliden, mit vielen gleichmäßigen Beinpaaren schwerlich die erste von den Würmern direkt überleitende Stufe gebildet haben. Vielmehr lässt sich die Erwerbung energischer Bewegungswerkzeuge und quergestreifter Muskulatur kaum anders verstehen, als durch Zurückgehen auf Formen mit längeren Vorderbeinen und verkürztem Hinterleibe. Vielleicht mag dieser allerdings in den Endanhängen, die sich bei den Springschwänzen zur Gabel umbilden, eine Stütze erhalten haben.

Neunzehntes Capitel.

Die eigentlichen Insekten.

Die Pterygoten bieten neue Schwierigkeiten, vor allem durch die Erwerbung der Metamorphose und der Flügel. Dass auch sie ursprünglich polypod sind, hat die Entwickelungsgeschichte gelehrt (207—214). Dennoch ist das Urteil, ob wirklich die Ableitung direkt von homopoden Formen, wie die Myriopoden, *Peripatus* etc. es sind, auszugehen habe, noch sehr precär, keinesfalls abgeschlossen. Es scheint beinahe, als fände in der Ontogenie dieser überaus reichen Tiergruppe eine derartige Durchsetzung käno- und palingenetischer Charaktere statt, dass man an einer Aufhellung mit Hilfe der besten morphologischen Leuchte, eben der Embryologie, verzweifeln müsste. Auf der einen Seite eben die Polypodie der Embryonen und vieler Larven, auf der anderen die völlig verblüffende Thatsache, dass beim Embryo sich nicht die gleichmäßige Gliederung zuerst zeigt, sondern eine total andere. Vier Makrosomiten werden zuerst angelegt bei *Oecanthus niveus*, einer amerikanischen Grylle (Ayers), bei dem Acridier *Stenobothrus variabilis* und dem Coleopteron *Lina populi* (368); sie sind das antennale oder der Urkopf, das Kiefersegment, das thoracale und das abdominale. Erst nachträglich verschmelzen die beiden ersten und die anderen gliedern sich



weiter in Mikrosomite oder definitive Segmente. Die Möglichkeit kann nicht geleugnet werden, dass den Hexapoden ein viergliedriger Ahne zu Grunde liegt; doch tritt sogleich die Unmöglichkeit hervor, ihn unter der bekannten Tierwelt aufzufinden. Und wenn man nicht auf alle thatsächlichen Stützen verzichten will, wird nichts übrig bleiben, als eine colossale Trübung der Ontogenie durch die Zurückverlegung spät erworbener Merkmale bis in die erste embryonale Anlage anzunehmen. Diese Hypothese hat wenigstens das für sich, dass sie mit allen Erfahrungen an unserer reichen Tiergruppe übereinstimmt; um nur eins zu nennen, eine Bienenmade in ihrer Zelle würde nie und nimmer eine quergestreifte Muskulatur erhalten haben, wenn sie ihr nicht durch die Lebensweise der Imago imputiert wäre.

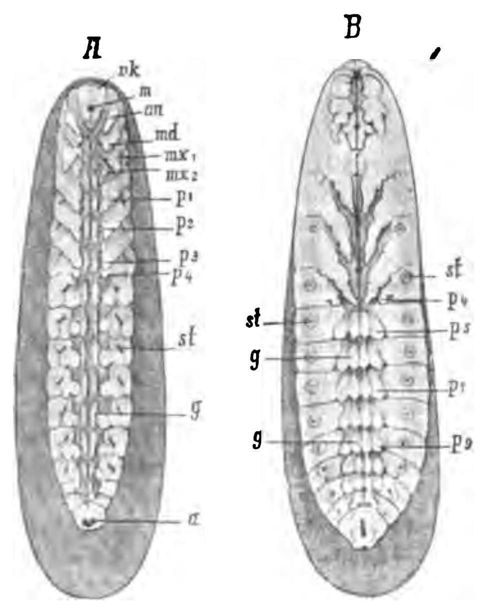


Fig. 173. *Hydrophilus*-Embryonen. (Nach Heider.) *A* jüngeres, *B* älteres Stadium, *a* After, *an* Antenne, *g* Bauchganglienkette, *m* Mund, *md* Mandibel, *mx* Maxillen, p_1-p_3 Thoraxbeine, p_4, p_5, p_7 und p_9 Beinanlage am 1., 2., 4. und 6. Abdominalsegment, *st* Stigmen, *vk* Vorderkopf. (Aus O. Schmidt-Lang.)

Die Entstehung der Flügel spare ich mir für eine andere Gelegenheit (Cap. 25) auf. Hier interessiert es uns nur, durch die Paläontologie zu erfahren, dass anfangs beide Flügelpaare einander gleich waren. Ähnlich ist es bei einer Reihe geblieben, die man möglicherweise in Zusammenhang bringen könnte, wenigstens zum guten Teil. Nicht dürfte man dazu rechnen die Homoptera unter den Rhynchoten; wohl aber mögen die Neuroptera und Pseudoneuroptera, die verschiedenen Jungfern, Eintagsfliegen, Perlen, die Trichopteren oder Köcherjungfern, die Hymenoptera und die Schmetterlinge als ein Stamm betrachtet werden. Die ersteren fasste man früher als Netzflügler zusammen, bis sie Brauer in eine Reihe von Ordnungen zerlegte, die Wasserjungfern als Odonaten abtrennte u. dergl.; man gesellt ihnen die Köcherjungfern oder Phryganiden zu, die dann als Pelzflügler abgesondert wurden und in ihren Flügelschuppen mit dem taxonomisch wichtigen Flügelgeäder die Brücke abgaben für die Schmetterlinge; diese haben wieder in ihren Raupen mit den Abdominalfüßen und einigen Imaginescharakteren hohe Ähnlichkeit mit den Blattwespen. Die Umwandlung der kauenden Mundwerkzeuge ist bis zu einem gewissen Extrem getrieben bei den Schmetterlingen (s. Cap. 28). Wahrscheinlich darf man die Mitglieder dieses Stammes, so wie sie jetzt vorliegen, nicht mehr unmittelbar aus ein-

ander ableiten, aber annehmen, dass ihre Vorfahren in hohem Grade nach derselben Wurzel convergierten.

Die Schnabelkerfe oder Rhynchoten, deren Mundwerkzeuge sich von denen mancher Thysanuren ableiten lassen, eine sehr alte Gruppe also, mit den Orthopteren nächstverwandt (384), divergieren in ihrer Flügelbildung sehr stark. Bald bleiben beide Paare gleich, bei den Homoptera (Zirpen, Aphiden etc.), bald ist das vordere Paar mehr zu schützenden Deckflügeln geworden.

Ähnlich natürlich die Käfer, gleichfalls eine sehr alte Gruppe.

Am auffallendsten ist wohl solche Verschiedenheit der Flügel bei den Orthopteren, die man allgemein unmittelbar an die Apterygoten anreiht, sie haben mit ihnen und einigen Neuropteren einen äußeren Lappen, die Galea, an den Maxillen gemein.

Wenn man die kleinere Gruppe der Strepsiptera mit den verkümmerten Vorderflügeln bei Seite lässt, stellen sich die Dipteren als die abweichendsten dar, die nur mit dem vorderen Paare fliegen. Die Schwinger an Stelle der zweiten scheinen Gleichgewichts- und Steuerungsapparate zu sein (163. 385).

Schließlich dürfen wir die Thatsache nicht übergehen, dass vielen echten Kerfen die Flügel wieder verloren gegangen sind, eine Thatsache, die sich am leichtesten verstehen lässt. Unter den Käfern auf Madeira ist bekanntlich ein hoher Procentsatz flügellos, weil die Flieger gar zu leicht bei Stürmen ins Meer geweht wurden und umkamen. So konnte manchen im Binnenlande der Flug schädlich werden, wenn sie sich etwa dadurch fliegenden Verfolgern leichter bemerklich machten. Doch scheinen dafür keine Belege constatiert zu sein. Meist war es wohl der leichtere Nahrungserwerb, der die Entwickelung zurückbleiben ließ, bei Ectoparasiten, bei den am Boden jagenden Carabiden, bei Curculioniden, deren Tarsen zum Anklammern besonders befähigt sind, etc. Oft blieb nur das Männchen beflügelt zum Aufsuchen der Weibchen, seltner umgekehrt. Es lohnt kaum, hier eine Liste aufzustellen.

Neben den Flügeln, deren verschiedene Entfaltung sich wohl am schwierigsten ursächlich begründen lässt, sind es die Mundwerkzeuge, auf deren Differenzen die systematische Einteilung am meisten sich stützt. Ohne dass wir ins Einzelne eingehen, wollen wir uns mit dem Hinweis begnügen, dass sie am besten sich aus der allmählichen Umwandlung der Ernährungsweise ergeben, daher ich auf das bezügliche Capitel (28) verweise.

Dagegen dürfen wir zwei Punkte nicht übergehen, welche die höheren Kerfe vor den Apterygogeneen auszeichnen, die Metamorphose und die häufige Rückanpassung an das Wasser.

Zunächst die Verwandlung.

Der Vergleich eines Schwärmers etwa mit einer Raupe ergiebt eine gewaltige Verschiedenheit, teils in der Bewegungsenergie, teils in der Ernährung. Diese letztere hat freilich für den fertigen Schmetterling eine beschränktere Bedeutung, als für die Raupe, und dient nicht zum

Wachstum, schwerlich überhaupt zum Wiederersatz abgenutzter Gewebsteile, sondern lediglich auf Blütennektar, d. h. direkt lösliche und gelöste Kohlehydrate gestützt, als motorische Kraftquelle. Für die Heranbildung des langen Saugrüssels kann man zwar auf Lepidopteren, wie die Spinner, verweisen, welche als Imagines keine Nahrung zu sich nehmen, oder auf andere Insekten, welche mit nur mäßiger Umbildung ihrer Kinnladen aus flacheren Blüten Honig schlürfen (giebt es doch nach Fritz Müller's Entdeckung selbst einen Käfer mit verlängerten saugenden Mundteilen); gleichwohl lässt sich kaum ein Zwischenstadium construieren, in welchem die kauenden Kiefer der Raupe gleichzeitig als Saugrohr dienten (was schon leichter wäre bei leckenden Tieren, wie vielen Hautflüglern). Es muss eine Häutung zum mindesten dazwischenliegen, und mit dieser letzten Häutung müssen die Mundwerkzeuge sich ein wenig umbilden, zunächst wohl so, dass sie zur Nahrungsaufnahme wenig geschickt sind und die Imago ausschließlich die Fortpflanzung besorgt. Etwaige schwache Verlängerung des betr. Unterkieferpaares, die zur Aufnahme flüssiger Stoffe befähigt und dem Tier gestattet, seinen Durst mit Wasser oder seinen Hunger nach Kohlehydraten, sagen wir nach Arbeit erzeugenden Brennstoffen, mit flüssigem Nektar zu sättigen, würde die Lebensdauer der Imago und damit die Aussichten, zur Fortpflanzung und passenden Eiablage zu gelangen, steigern und somit als erhaltungsmäßig weiter gezüchtet werden. Solche Umbildung würde aber viel erklärlicher sein, wenn man annehmen dürfte, die Raupe habe ursprünglich nicht rein kauende Mundwerkzeuge gehabt, welche richtige Blattbissen abschneiden und in den Mund befördern, sondern solche, die mehr zum Auspressen und Aussaugen von Pflanzenteilen dienen könnten, ähnlich wie bei jenen Apterygeneen, die mehr Moder saugend ausnutzen als wirklich kauen. — Ähnlich die übrigen Körperteile. Eine Raupe mit langen Brustbeinen würde leichter die des Schmetterlings ergeben, als eine solche mit den kurzen des Schwärmers; ebenso eine solche, deren Hinterleib sich verschmächtigte und der ungegliederten, mit einem Hakenkranze gekrönten klammernden Abdominalfüße entbehrte, abgesehen vom Hinterende, an dem auch bei den Imagines der meisten Insekten am letzten oder vorletzten Segment noch solche Fortsätze häufig zum Festhalten des Weibchens bei der Copula vorkommen.

Um die Summe zu ziehen, es wird leichter sein, die Verwandlung, das merkwürdigste am Kerf, beim Schwärmer plausibel zu machen, durch die Annahme, dass sowohl der Schmetterling, als auch ganz besonders die Raupe sich von gemeinsamer Urform entfernt haben — leichter als wenn man von der Raupe aus das fertige Tier sich in direkter Linie entwickelt denken wollte.

Damit aber sind wir bei Brauer's berühmter Campodea-Theorie (218. 220) angekommen, die seither von Autoritäten wie Lubbock (221), Graber etc. vertreten wird — zugleich aber haben wir die neueren Untersuchungen vieler Embryologen, die sich mit der Ontogenie der

Kerfe beschäftigt haben, gestreift. CHOLODKOWSKY (214) namentlich tritt dafür ein, dass die Hinterleibsbeine der Raupen keine secundären Erwerbungen seien, sondern altererbt. Ja es wird nach den vielen Befunden solcher Beinanlagen bei ganz verschiedenen Embryonen fraglich, ob man sich die Urform nach Art der Myriopoden (und des *Peripatus*) polypod und homopod, oder nach Art der Thysanuren bereits heteropod vorstellen müsste.

Die Thatsachen, um die es sich handelt, sind etwa die folgenden (207—214).

Bei vielen Embryonen legen sich am letzten Gliede, ähnlich den Kopffühlern am ersten, nur etwas später, ein Paar fühlerartige Organe an, die oft als Cerci oder Afterraife bestehen bleiben. Sie würden denen der Campodea entsprechen. Bei den Schaben, wo sie aus 14—16 (Küchenschabe) oder aus 9—11 Gliedern (Hausschabe) sich zusammensetzen, sind sie sogar gegen starke Riechstoffe, die ihnen genähert werden, empfindlich, wie GRABER an decapitierten Tieren nachgewiesen hat. Beim Männchen kommen dazu ein Paar bleibende Griffel am neunten Ringe. Trotz der Sinnesfunktion wird man wohl geneigt sein, diese so oft wiederkehrenden Endapparate als umgewandelte Beine zu betrachten.

Außer diesen von erwachsenen Tieren bereits bekannten Fortsätzen, zu denen auch die gegliederten Anhänge brasilianischer, lebendiggebärender, in Termitennestern hausender Staphylinen (*Spirachtha*) gehören,



Fig. 174. *Spirachtha*, vergr. (Aus HAYEK.)

finden sich bei Embryonen noch zahlreiche Anlagen ungegliederter Abdominalfüße, so beim *Hydrophilus*, wo sie KOWALEWSKY an den ersten beiden Hinterleibsringen, später HEIDER an allen auffand (wiewohl die von H. gefundenen eine etwas abweichende Insertion haben), bei Orthopteren (*Mantis religiosa* nach GRABER, *Oecanthus niveus* nach AYERS) —, *Gryllotalpa* nach RATHKE (bereits 1844 entdeckt), ähnlich bei der Küchen- und Hausschabe (GRABER, HAASE), bei einem Köcherhaft (*Neophylax concinnus* an den ersten drei Segmenten, PATTEN), wahrscheinlich auch bei der Biene (GRABER, GRASSI), bei Rhynchoten, Lepidopteren. CHOLODKOWSKY haben wir bereits angeführt; Hemipterenembryonen haben nach WHEELER an Stelle der Anhänge wenigstens entsprechende Drüsen am ersten

Hinterleibsring (Coxaldrüsen). Dazu kommen noch hie und da gegliederte Kiemenfäden bei manchen Larven. Ausführlich sind die Anhänge untersucht von Graber beim Maikäfer. Diese rudimentären Anlagen haben verschiedene Schicksale. Bei der Schabe lassen sich nach Haase ihre Spuren an dem zweiten und dritten Ringe noch in der Furchung des Integumentes wiederfinden. Am bedeutendsten entwickeln sich die Gliedmaßen des ersten Ringes und sie erhalten sich während des Embryonallebens am längsten, oft bis kurz vor dem Ausschlüpfen, bei der Werre sind es pilzhutartige Körper, als kiemenartige Atemeinrichtungen. Es fehlen die Tracheen; ähnlich sind es bei *Oecanthus* Blasen, die mit dem Körper sich durch einen kurzen Stiel verbinden und mit der Leibeshöhle communicieren, mit einer Lage großer Zellen ausgekleidet. Bei *Blatta* scheint der Zellbelag zu dick, als dass er der Atmung dienen könnte, Patten denkt an drüsige und sensorische Funktion. Beim Maikäfer sind sie am größten, flache Kiemenbeine, entfernt ähnlich wie bei den Asseln. Endlich sollen, wie gesagt, die Abdominalfüße und Nachschieber der Raupen der Lepidopteren und die der Blattwespenafterraupen in dieselbe Reihe gehören.

Natürlich ist die Parallele mit den Abdominalanhängen der Apterygogenea.

Man kann hier an viele Beziehungen denken, an die Kruster, an die überzähligen Embryonalbeine der Spinnen; am meisten wird man an die Myriopoden und Anneliden (*Peripatus*) erinnert; auch kann man die hervorragende Bedeutung des ersten abdominalen Beinpaares zu dem dritten Beinpaare der Juluslarve, das jenem entspricht, in Beziehung bringen.

Gleichwohl halte ich den Schluss nicht für berechtigt, welcher mit Überspringung aller differenzierteren Zwischenstufen die abdominalen Beine den thoracalen gleichsetzen und die Raupe unmittelbar von *Peripatus* oder einem Anneliden, oder auch nur einem Myriopoden herleiten will. Dem widerspricht zunächst die Thatsache, dass alle jene wieder verschwindenden Embryonalanhänge ungegliedert sind, die thoracalen aber gegliedert. Diese Brustbeine der Raupe weisen mit der Mechanik, die sie, so zu sagen, implicite enthalten, auf eine viel beweglichere Urform hin, und damit im Zusammenhang erst recht die durchgebildete Querstreifung der Muskulatur. Selbst eine Form, wie eine Raupe, als einfache und sehr notdürftige Steigerung eines Annelidenvorfahren, hätte wohl niemals diese durchgreifende, biologisch kaum hoch genug zu schätzende Umwandlung durchgemacht. Dazu war ein agiles terrestrisches Stadium vonnöten, die gegliederten Beine wurden als Stützen und Hebel erworben, vielleicht so lang, dass das Hinterleibsende noch innerhalb der von ihnen umspannten Basalfläche lag. Die Wurmform der Raupe mag eine Anpassung an die gestreckten Pflanzenteile und Blattränder sein, auf alter Anlage ausgebildet, als eine Art Rückschlag. Ebenso sind wohl die Abdominalfüße fortgeerbte Annelidenparapodien, die gelegentlich wieder locomotorische Bedeutung erlangen, da wo der Gesammtumriss in die alte Wurmform zurückschlägt. Legen sie sich doch

auch beim Embryo an, so lange derselbe noch auf der Stufe größerer Wurmstreckung sich befindet.*) Sie mögen dann auch respiratorische Funktion übernehmen, so gut wie die Ventralsäcke der Apterygoten, höchstens dem ersten Paare, das diese Funktion am stärksten entwickelt, mag man eine ältere Selbständigkeit zusprechen. Es steht wohl zu erwarten, dass weitere Untersuchungen an diesen ziemlich indifferenten Anlagen noch eine Reihe von Einzeldifferenzierungen als alte Anklänge an frühere annelidenartige Zustände zu Tage fördern werden, schwerlich aber, wenigstens nach dem jetzigen Stande, dass sie die Auffassung, die wir vertreten, competenten Fachmännern folgend, wesentlich alterieren werden. Die Insekten sind in erster Linie Bewegungsmaschinen; geht das doch so weit, dass auch ihre compliciertesten Facettenaugen in erster Linie für die Wahrnehmung von Bewegungen eingerichtet sind (224).

Danach sind die Larven als um so unverfälschter anzusehen, je ähnlicher sie der *Campodea* sind, ebenso die Imagines. Unter den Raupen könnte man trotz dem merkwürdigem Sonderweg, den sie eingeschlagen hat, vielleicht die bekannte von *Stauropus*, dem Buchenspinner, mit ihren langen, zur Abwehr spinnenartig bewegten Thoracalbeinen als eine der einfachsten Formen betrachten, natürlich von den Hinterleibsfüßen abgesehen.

Die nebenstehenden Figuren sind Lubbock (221) entlehnt. Sie geben Beispiele von relativ einfachen Verwandlungen mit Campodea-ähnlichen Larven. Sie entstammen Käfern, Rhynchoten, Neuropteren, Orthopteren, Pseudoneuropteren. Bei den übrigen werden die Anpassungen der Larven immer mannigfaltiger und complicierter, was wir auszuführen uns ersparen wollen. Maden, Raupen, die wunderbare Larve von *Platygaster*, die Larven der Culiciden, besonders der gewöhnlichen Stechmücken, sind bekannt genug, am gewundensten wird der Weg bei der Hypermetamorphose mancher Käfer (s. u.).

Am schwierigsten sind wohl die Puppen zu erklären, jene zwischen zwei Häutungen eingeschlossenen Zustände, wo das Tier zur Nahrungsaufnahme unfähig ist. Sie hängen im wesentlichen mit der Verschiedenheit zwischen Larve und Imago zusammen. Doch passt der Gesichtspunkt kaum für die Neuropteren oder unter den Coleopteren für die Staphylinen, oder die Lampyriden, bei denen die Jugendform der erwachsenen so ähnlich ist.**) Hier kommen wohl vielfach klimatische Einflüsse ins Spiel, trockene, nahrungslose Zeiten oder die Winterkälte. Sie zwangen die Tiere zu einer Ruhepause, deren Überstehen an den

*) Vielleicht kann man solche Abdominalfüße auch noch bei anderen Insekten als Schmetterlingen und Blattwespen finden. Die Syrphidenmaden machen in ihrer Bewegung den Eindruck, als saugten sie sich beiderseits mit den Hinterleibsringen an, und die abgegliederten Seitenborsten der früher dargestellten Dipterenlarve (S. 98) erwecken ähnliche Auffassung.

**) Die große Ursprünglichkeit gerade der Weichkäferlarven ergiebt sich u. a. aus ihrer von Haase entdeckten Holopneustie, d. h. aus dem Besitz von drei, wenn auch z. T. minimalen Thoracalstigmen außer denen des Abdomens (225).



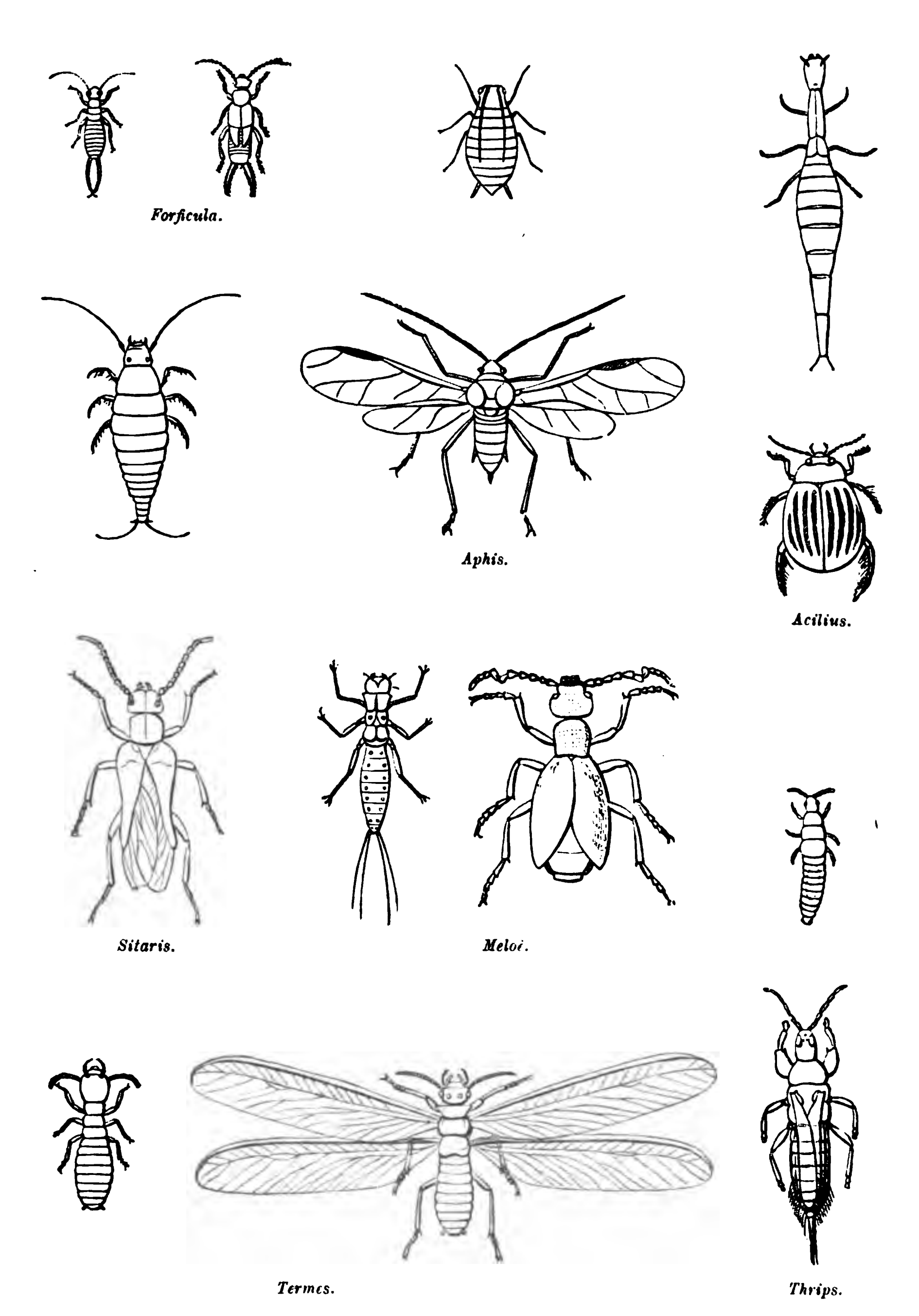


Fig. 175. Insektenimagines mit dazugehörigen campodeaähnlichen Larven. (Nach LUBBOCK.)

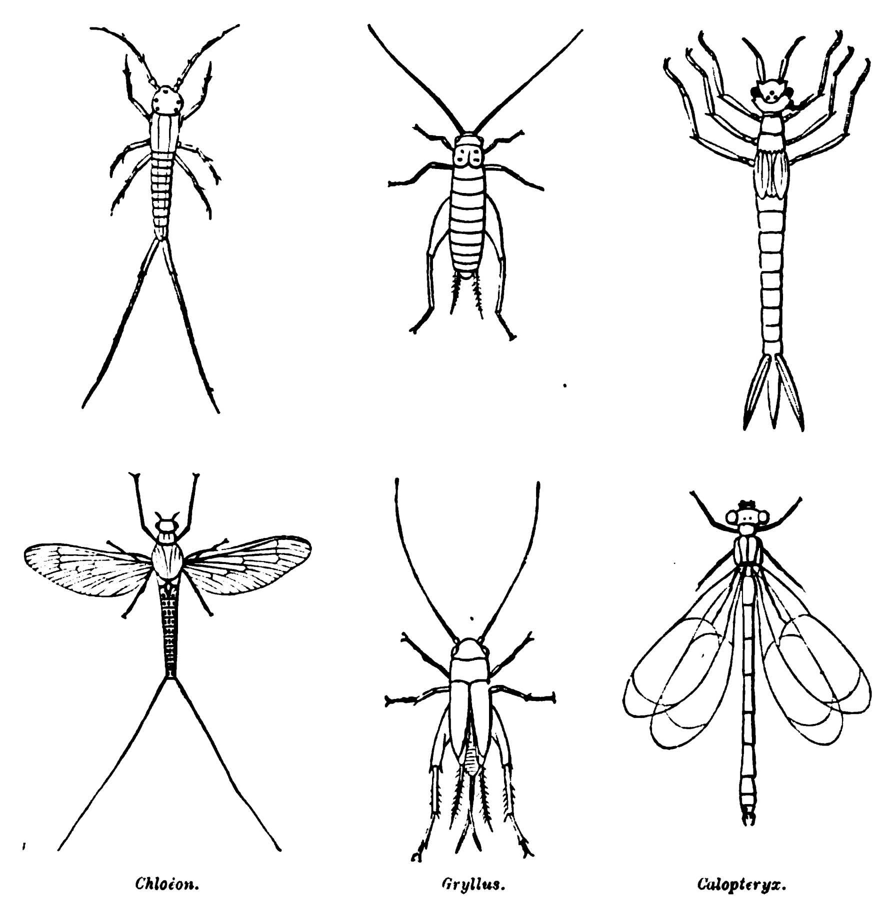


Fig 176. Insektenimagines nebst dazugehörigen campodeaartigen Larven. (Nach LUBBOCK.)

überlebenden allmähliche Regel herausbildete. Der schwerwiegendste Einwand dagegen liegt in der Thatsache, dass viele Larven gegen die Winterkälte absolut unempfindlich erscheinen, dass manche Raupen völlig erstarren können, frei am Zweig angedrückt, ohne Schaden zu nehmen; andere, wie die jungen Larven von *Mantispa* (226), kriechen vor der schlechten Jahreszeit aus den Eiern und überdauern hungrig den Winter, um im Frühjahr sich in Spinnencocons einzunagen und von den Eiern zu leben. Sollten nicht solche Erfahrungen uns geneigt machen, die Trocknis in erster Linie als Ursache anzunehmen und in den Puppenzuständen hauptsächlich weit gehende terrestrische Anpassungen zu erblicken? Dabei kann man sich erinnern, dass jede dauernd ungünstige Beeinflussung die Ausbildung der Geschlechtsorgane fördert; ein Umstand, der neben natürlicher Auslese der Überlebenden wesentlich ins Gewicht fällt, um aus der Puppenruhe jedesmal eine zeugungskräftige

Imago hervorgehen zu lassen. Es versteht sich von selbst, dass die einmal gewonnene Puppenruhe auch dann nicht aufgegeben zu werden brauchte, wenn die Tiere wieder unter andere Existenzbedingungen kamen.

Ob gerade unter der Puppe, wie man wohl gemeint hat, sich mehrere frühere Zustände verbergen, wie bei der Pseudopuppe von *Meloë* z. B., erscheint wohl möglich und vorteilhaft, um den häufig großen Sprung zwischen Larve und Imago zu erklären, aber doch weniger nötig, wenn man beide von einem mittleren Zustande aus divergieren lässt.

Der Einfluss der Kälte hat vielleicht einen anderen Erfolg gehabt, die Züchtung von aquatilen Insekten, die Rückwanderung ins süße Wasser.

Erzwungenen Aufenthalt im Wasser ertragen viele Kerfe recht gut auf relativ lange Zeit, die sich oft nach Tagen bemisst, in asphyktischem Zustande. Dabei tritt das scheinbare Paradoxon ein, dass in ausgekochtem, sauerstofffreiem Wasser die Wasserinsekten schneller ersticken als die terrestrischen, wie Plateau gezeigt hat. Es findet seine einfache Erklärung eben in der Asphyxie, in welche die letzteren schnell verfallen, während die ersteren sich durch krampfhafte Bewegungen schnell erschöpfen. Die Thatsache zeigt aber, dass Katastrophen, wie Überschwemmungen, schwerlich den Anlass gegeben haben zur Erzeugung aquatiler Formen. Diese mochten meist auf andere Ursachen, wie Temperaturerniedrigung zurückgehen.

Die Phryganiden kommen zwar auch in warmen Ländern vor, nirgends aber so häufig, als in gemäßigten, d. h. da, wo sommerliche Wärme und Frost abwechseln. Das mag ein Fingerzeig sein für die Entstehung.*) Alte Formen, noch sehr feuchtigkeitsbedürftig, mochten am besten den unangenehmen Temperaturschwankungen ausweichen, wenn sie das Gleichmaß des Wassers aufsuchten. Das war nur möglich unter Erwerbung von Kiemen und anderen Einrichtungen, welche die Luft aus dem Wasser aufzunehmen gestatten, oder zum mindesten durch Beschränkung der Stigmen und Verlegung der einzigen oder doppelten Atemöffnung an eine bequem an die Oberfläche zu bringende Stelle, am auffälligsten bei *Nepa* oder *Ranatra* oder dem Atem-

*) Vielleicht entstand der Haarbesatz als erwärmender Kälteschutz. Und an diesen würden weiter die Schmetterlinge, aus gleicher äußerer Ursache, anknüpfen, bei denen freilich bald Schauorgane mit Hilfe der Schuppen sich herausbildeten. Bemerkenswert aber bleibt es, dass die Dämmerungsfalter, unter denen wir die ältesten Formen zu suchen haben, in der gemäßigten Zone vorwiegen. Bei den Trichopteren aber ist der Kälteschutz, den ja die Flügel nicht nötig haben, doch recht wohl verständlich bei ihrer Trägheit, die sie eben wenig fliegen lässt. Möglicherweise hat man auch den Haarbesatz der meisten Thysanuren als solche Anpassung an kälteres Klima aufzufassen, bez. ihre Entstehung in alten Kälteperioden zu suchen, wie sie denn auch in gemäßigten und kalten Klimaten am häufigsten zu sein scheinen. Hier liegt ein Punkt vor, der, wenn er sich durch weiteres Material von Thatsachen stützen lässt, für die Entstehung der Insekten überhaupt von der allergrößten Bedeutung sein würde.

rohr der Eristalislarven.*) Das kiemenartige Organe, Ausstülpungen, die mit der Leibeshöhle communicieren, embryonal und postembryonal auch bei Landinsekten, die das Feuchte lieben, existieren, haben wir zur genüge gesehen, möglicherweise waren sie früher verbreiteter, dorsal und ventral. Sie würden die natürlichste Handhabe bilden für die Kiemenbildung; der Eintritt von Tracheen, also die Erzeugung von Kiementracheen, bedeutet dann die Nutzbarmachung localisierter Einrichtungen für das gesammte communicierende Röhrensystem, das nach Rückbildung der Blutgefaße, wie sie bei den Kerfen in hohem Maße vorliegt, für die Öconomie nur vorteilhaft sein kann. Immerhin haben die Tracheenkiemen etwas sehr schwer verständliches, da die Luft zuerst durch die äußere Haut hindurch und dann das zweite Mal in die geschlossenen Tracheen hinein diffundieren muss. Dass ihre Bedeutung auf dem Lande nicht zu erlöschen braucht, eben in Anknüpfung an jene ancestralen Hautkiemen, das beweisen die Perlidenimagines, welche neben Stigmen und Flügeln noch Tracheenkiemen besitzen (228).

Die allmähliche Entwickelung und das gegenseitige Verhältnis solcher Einrichtungen tritt vielleicht am besten hervor bei gewissen Larven von Mücken und Haarflüglern, mit zweierlei abwechselnd thätigen Atemwerkzeugen, die FRITZ MÜLLER beschreibt (229). »Larven von brasilianischen Psychoden oder Schmetterlingsmücken haben am Körperende zwei Stigmen, in welche die beiden Luftröhrenstämme ausmünden, und atmen durch diese, wenn sie sich, was bisweilen geschieht, außerhalb des Wassers begeben. Am After finden sich jederseits zwei oder drei fingerförmige Schläuche, die ausgestreckt und eingezogen werden können; in dieselben hinein verzweigt sich je ein Luftröhrenast, der kurz vor dem Stigma sich vom Hauptstamm abzweigt. Unter Wasser sind nun diese Schläuche ausgestreckt und dienen der Atmung; in der Luft sind sie eingezogen, und die Atmung geht durch die Stigmen vor sich. — Ähnliche Afterschläuche finden sich bei Haarflüglerlarven, die durch Tracheenkiemen atmen. In diese Afterschläuche tritt aber, abgesehen von einem Falle, keine Trachee sein; sie sind dagegen von Blut geschwellt, und dienen, wie aus ihrem Verhalten unter gewissen Umständen hervorgeht, als echte Blutkiemen, die also hier neben Luftröhren auftreten.« (BERTKAU).

Im übrigen sind die mannigfachen Tracheenkiemen der Ephemeriden, Phryganiden, Perliden bekannt, so gut wie die endständigen Blättchen der Odonaten, deren Tätigkeit bei anderen Gattungen durch Rektalrespiration ersetzt wird, mit tracheenreichen Fältelungen der Mastdarmwand, inneren

*) Recht verschiedenartige Stufen der Wasseranpassung zeigen die Familien der Wasserkäfer, die Hydrophiliden und Dyticiden. *Dyticus* ist ein eleganter Schwimmer, der die Antimeren gleichzeitig zu kräftigen Schwimmstößen bewegt, *Hydrophilus* benutzt sie abwechselnd, er pudelt. Der erstere steckt, um zu atmen, einfach das Hinterende aus dem Wasser und nimmt Luft unter die Flügeldecken, der letztere hat es viel mühsamer. Er biegt die Fühler ein, um Luft an die Haare der Bauchseite zu schaffen, zwischen denen dann ein Luftstrom bis zu den Stigmen gleitet.



Tracheenkiemen. Endlich geht bei manchen, namentlich Dipterenlarven, die Wasseratmung auch durch die gesamte Haut vor sich, vorausgesetzt, dass sie dünn genug wird.

Ob man als Anlass zur Rückwanderung auch bei den übrigen Wasserinsekten Klimaänderung, namentlich Kälte, wird vermuten dürfen, wie bei den Phryganiden, muss wohl ganz dahingestellt bleiben; die Libellen sind, als Ordnung von aquatilen, in der Lebensweise der Imago und Larve am weitesten auseinandergegangen; die Ephemeriden lassen sich vielleicht umgekehrt auffassen, sie, die ihren Aufenthalt außerhalb des Wassers so sehr abgekürzt haben, dass der Mund zwar nicht verschlossen, aber bis zur Funktionslosigkeit verengert wird, der Mitteldarm aber sich zu einem langen Luftballon aufbläst (230) (Fig. 177). Die Wasserkäfer wiegen, wie es scheint, in gemäßigten Klimaten vor, namentlich die größeren Formen, ein ähnlicher Zug, der ihre Entstehung in früheren Kälteperioden andeutet, wie sie denn auch zum Aufsuchen neuer Tümpel die feuchtere, kühlere Nacht wählen.

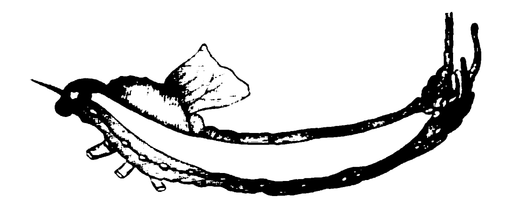


Fig. 177. Ephemeride im Längsschnitt (nach Fritze). Der Mitteldarm ist leer, der Enddarm eng geschlossen

Eine charakteristische Eigenheit aller dieser Amphibioten, welche ihre Eier aus der Luft ins Wasser fallen lassen, bald einzeln, bald in Klumpen, ist ihr unsteter, zickzackförmiger Flug, zu vergleichen dem Hakenschlagen des verfolgten Hasen, hier in dem Sinne, springenden und schnappenden Fischen nicht zur Beute zu fallen (231), gewiss eine der feinsten Bewegungsnuancen.

Um noch einmal auf die Wärme zurückzukommen, so ergiebt sich die hohe Bedeutung der äußeren Temperatur am besten aus einem Hinblicke auf die innere, die bei vollkommenen Insekten unter Umständen jene um einen hohen Betrag überschreitet, der Energie der Bewegungen gemäß. Umgekehrt zeigen die Larven nur eine schwächere Erhöhung, so dass Insekten mit vollkommener Verwandlung, bei geringerer Eigenwärme, vom Klima stärker beeinflusst werden mögen, als solche mit unvollkommener. Dort sind die Verhältnisse immerhin beträchtlich compliciert, wie aus Giard's Versuchen, von denen einige Resultate hier stehen mögen, hervorgeht (416). »Die reifen Insekten zeigen nie, selbst im Zustande der Erschöpfung und des Schlafes, eine tiefere Temperatur an ihrer Körperoberfläche als die Umgebung. Die Larven und Nymphen der Insekten mit unvollkommener Verwandlung verhalten sich wie die reifen Insekten und zeigen somit eine höhere Temperatur als die Umgebung. Bei Insekten mit vollkommener Verwandlung verhält sich die Sache verschieden. Nackte Raupen haben an der Oberfläche oft eine niedrigere Temperatur als das umgebende Medium, da die Respiration nicht genügt, die Verdunstung an der Körperoberfläche zu decken. Die

Nymphen in Gespinnsten zeigen bei Eröffnung der letzteren eine höhere Temperatur, die dann rasch fällt. Im Winter zeigen die nackten Raupen die Temperatur der Umgebung oder dieselbe steigt etwas darüber und steht in Verbindung mit den Entwickelungsvorgängen im Innern des Körpers bei den Nymphen. Die Libellen besitzen während des Fluges eine mit den Hymenopteren, Lepidopteren und Dipteren nahezu gleiche Temperaturerhöhung über die Umgebung, die Wanzen und Käfer zeigen geringe Temperaturerhöhung an der Oberfläche, was bei letzteren durch die dichte, schwach leitende Körperbedeckung teilweise bedingt sein mag. Bei den Larven ist die Körperwärme an allen Teilen eine gleichmäßige, bei den vollkommenen Insekten zeigt sich eine höhere Temperatur am Thorax, proportional dem Flugvermögen etc.«

Die Energie, mit welcher die Insekten durch Bewegung Wärme zu erzeugen wissen, geht u. a. aus dem Verhalten des Käfers hervor, der im Wasserglase, das schon fast ausgefroren ist, im letzten Flüssigkeitsrest noch andauernd Schwimmstöße macht, bis auch dieser und mit ihm der Käfer erstarrt.

Werfen wir schließlich noch einen Blick auf die petrificierten Kerfe! Die Ausstattung bereits der Apterygoneen mit halb saugenden Mundteilen neben den beißenden der übrigen erlaubt nicht, die Mundteile einfach zu Grunde zu legen und etwa die saugenden, stechenden Apparate etc. bei den echten Insekten später entstanden zu denken als die kauenden.

Dass die Urahnen schlecht erhalten wurden, erwarten wir nicht anders. Zartheit und Kleinheit machen sie ungeeignet. *Lepisma* und Poduren im Bernstein wollen nichts sagen, die Spanne Zeit, die seit jenen Harzflüssen verstrich, mag für Säugerentwickelung respektabel genug sein, für Kerfe, namentlich für altertümliche, kommt sie kaum in Betracht.

Der Lias zeigt bereits eine fast moderne Differenzierung, 7 Orthoptera, 7 Neuroptera, 116 Coleoptera, 1 Hymenopteron, 12 Rhynchoten, nach Heer's Untersuchungen von einer Fundstätte. Immerhin finden wir unter den Käfern die Ausbildung beschränkt, insofern als Pentamera vorwiegen, darunter eine Anzahl Familien, die wir früher biologisch unter altertümlichen Bedingungen auffanden, Byrrhiden, Nitiduliden, Hydrophiliden, Dyticiden, Cypriniden, Carabiden; selbstverständlich geht ihre Urgeschichte über diese, wenn wir so sagen dürfen, historisch verfolgbaren Zeiten weit, weit zurück, mögen auch die carbonischen Curculioniden noch unsicher sein.

Die silurische *Palaeoblattina* haben wir öfters erwähnt. Orthoptera, an die Thysanuren anknüpfend, sind die ältesten durch fossile Urkunde beglaubigten, Blattinen im Carbon, ebenso Phasmiden, auch Acridier gehen auf die Steinkohlenzeit zurück; ebenso Termiten und Ephemeriden, ja die amerikanische *Platephemera antiqua* (von Neubraunschweig) stammt aus dem Devon. Libellen treten im Lias auf. Echte Neuroptera sind wieder uralt, die älteste bekannte Jugend-

form ist eine triadische Sialidenlarve, *Mormolucoides articulatus*, häufig im roten Sandstein des Connecticut-River von Nordamerika. Ihr aquatiler Aufenthalt erleichterte die Petrificierung. Alle diese haben mehr oder weniger campodeaartige Larven.

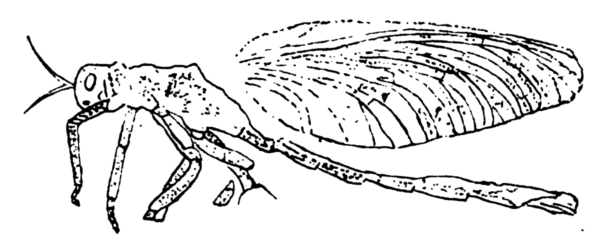


Fig. 178. *Titanophasma Fayoli* 1/6. (Nach ZITTEL.)

Hemi- und homoptere Rhynchoten aus verschiedenen Gruppen der Zirpen, Land- und Wasserwanzen, sind aus mesozoischen Schichten bekannt. Bei Solnhofen finden sich bereits recente Gattungen, *Naucoris* und *Nepa*, Beweis genug, dass der Ursprung viel weiter zurückliegt, da diese Formen doch schon mit ihren Schwimmanpassungen, ihren umgebildeten Vorderbeinen, ihren chitinisierten Deckflügeln vom Urtypus weit abstehen.

Von den alten Hautflüglern, Schmetterlingen und Dipteren weiß man das wenigste. Die ersteren leben zumeist vom Wasser entfernt (s. o.), daher ihre Leichen selten in passenden Schlamm geraten mochten, eine Ameise aus dem Lias ist der älteste Vertreter; Schmetterlinge und Zweiflügler sind entweder wohl zu klein oder zu zart, um gut conserviert zu werden, doch ist ein heteroceres Lepidopteron nach E. HAASE aus dem weißen Jura bekannt (345).



Fig. 179. *Mormolucoides articulatus*. (Nach ZITTEL.)

Unter den Dipteren haben wohl die Longicornier oder Mücken vielfach ursprünglichere Larvenformen, als die Fliegen mit ihren Maden; namentlich darf man solche im Wasser suchen. Sollte da nicht das Vorkommen von Chironomuslarven in der abyssischen Fauna der Süßwasserbecken, zu der andere Insekten kaum hinunterdringen, auf eine uralte Anpassung hinweisen?

Andre wichtige Schlüsse über die phylogenetische Herleitung ergeben sich aus der allmählichen Umbildung der Ernährungsverhältnisse (s. Kap. 28).

Zwanzigstes Capitel.

Die Landmollusken.

Unter allen Landtieren sind die Mollusken gewissermaßen die merkwürdigsten, insofern, als sie den aquatilen Vorfahren gegenüber die allergeringsten Veränderungen erlitten haben, so weit solche auf den Einfluss der terrestrischen Lebensweise zu setzen sind, als sie gleichwohl in der Eroberung des Festen von den feuchtesten Gebieten bis zu den trockensten mit den echtesten Kindern des Landes, etwa den Insekten, wetteifern. Zum mindesten äußern sich die Umwandlungen nicht in einer positiven Anpassung des Integumentes an die Atmosphäre, sondern in der Erwerbung der Mittel, dasselbe jeden Augenblick deren Schädigungen zu entziehen, durch innere Muskelsonderung. Die Weichtiere sind die einzigen unsegmentierten, der Metamerie entbehrenden Geschöpfe, denen das Betreten jeder Festlandsart erlaubt ist. Das aber entspricht bloß ihrer enormen biologischen Amplitude überhaupt, welche diese in vielen Hinsichten wunderbaren Geschöpfe auf so einfacher morphologischer Grundlage an Körpergröße, Vielseitigkeit und Energie der Lebensäußerungen auf die höchste Staffel tierischer Existenz erhoben hat, nächst uns Wirbeltieren.

Dabei müssen wir uns die Gründe klar zu machen suchen, warum nur eine einzige Klasse dieses reichverästelten Tierstammes das Land dauernd betreten konnte, die Schnecken. Vielleicht gelingt es am besten mit einer Hypothese über die Ableitung der Weichtiere überhaupt.

Bei dem Bestreben, aus der Summe der Conchylien ein Urmollusk zu abstrahieren, wird man sich in sehr weiten und allgemeinen Grenzen bewegen müssen. Meiner Meinung nach hat man an Plattwürmer (oder Zwischenformen zwischen diesen und den Anneliden) zu denken, die in der Brandung eine Schale erhielten, als Schutz teils gegen die Wellen, teils gegen die Trocknis während der Ebbe.*) Das Princip, den angesaugten Körper immer mehr und mehr unter diese Schale zu bergen, führte diese Helminthoconchen von Anfang an in die verschiedenen Weichtiertypen über. Durch seitliches Zusammenbiegen der ursprünglich flachen, dann seitlich erweiterten Schale brach diese schließlich in der Mitte durch, und es entstanden die Muscheln; durch Zusammenbiegen in der Längsrichtung kam die Gliederung der Chitonen zu stande; wahrscheinlich auf dieselbe Ursache, aber bereits mit dem geschlechtlich gesteigerten Hang zur Copula (— anfangs wurden die Geschlechtsstoffe

*) Dass die Entstehung von Kiemen (2 Paar bei den ältesten Nautilusvorfahren, 1 Paar bei den übrigen) nebst dem Kreislauf auf dasselbe Princip zurückgeführt werden kann, haben wir früher erwähnt.



zur freien Befruchtung in's Wasser entleert) ist der Deckel der Schnecken zurückzuführen. Der Schalenschluss der Muscheln verlegte aber ihr Wohngebiet mehr vom Felsenstrand in den Sand, wenn sie nicht anwuchsen oder sich durch den Byssus festhielten. Letzterer ermöglichte gleichzeitig die Umbildung der Saugsohle, die *Nucula* und *Trigonia* noch zu haben scheinen, zum Schwellfuß, der wiederum seinen besten Ankergrund im Sande fand. — Als eine specifische Anpassung an den Sand und die durch Bohren bewirkte Streckung stehen die Dentalien da. — Die ursprünglich flache Schale konnte endlich zu einer stärkeren Wölbung, immer unter der Tendenz besserer Körperbewegung hinüberführen, und wir bekommen die Embryonalschale mancher Hinterkiemer und Pteropoden, sowie die Anfangskammer von *Spirula*, *Belemnites* und den Ammoniten. Zugleich aber muss hier der Vorteil der Bewegung, zu der das angesaugte Tier überging, mit ins Auge gefasst werden. Die Saugsohle blieb eine solche, doch mit dem wunderbaren Fortschritt zu gleichzeitiger vorderer Verlängerung bei den Schnecken, deren Gleitsohle gleichzeitig angesaugt ist und sich vorn verlängert und gleitet. Bei den Tintenfischen scheinen sich von der Saugsohle aus am Vorderrande greifende und sich ansaugende Zipfel gebildet zu haben, die Arme, die ursprünglich zum Kriechen dienten. Sie geben dem Tier von Anfang an durch die Freiheit und Sicherheit der Bewegung einen großen Vorsprung, so dass ihm bei gebesserten Ernährungsverhältnissen bald die Embryonalschale zu eng wurde und es sich herauszog, nur durch den Sipho den Zusammenhang wahrend. — Was bei den Cephalopoden mehr sprungweise sich vollzog, entsprechend dem großen Unterschied zwischen Sesshaftigkeit und lebhafter Kriechbewegung, erfolgte bei den langsameren Schnecken allmählich, daher das Gehäuse sich mit dem Tier allmählich erweiterte, ohne Kammerbildung.

Für weitere Ableitungen dürften zwei Principien in die Wagschale fallen, das eine der Bewegung, das andere dem Geschlechtsleben entnommen, das Schwimmen nämlich und die Copula. Die letztere bringt die asymmetrische Aufwindung zu Stande, die vom ersteren verhindert oder wieder zurückgebildet wird.

Zunächst die Copula. Es leuchtet ein, dass jene angesaugten Weichtierwürmer oder Helminthoconchen mit Geschlechtsöffnungen auf beiden Seiten sich nicht in der Weise begatten konnten, wie etwa ein Paar Flusskrebse, indem beide Paare von Genitalien aneinandergebracht werden. Daher wurde entweder auf die Copula Verzicht geleistet und die Befruchtung der ausgestoßenen Zeugungsstoffe dem freien Seewasser überlassen (bez. das frei entleerte Sperma wurde vom weiblichen Tier eingesaugt), oder die Tiere legten sich einseitig aneinander, womit die Genitalien der anderen Seite der Verkümmerung und schließlichem Schwund anheimfielen. Nun braucht man bloß Bütschli's Erklärung der Aufwindung des Schneckenhauses durch einseitige Wachstumsverzögerung in der Mantellinie (242) hinzuzunehmen und die Thatsachen, dass bei Prosobranchiern die Genitalöffnung zumal der weiblichen Tiere zumeist

noch in der Mantellinie liegt, bei Pulmonaten aber von ursprünglicherem Typus (*Hyalina*, *Arion*) von der vorderen Lage hinter dem rechten Ommatophoren gegen die Atemöffnung hin weiter zurück verlagert ist, heranzuziehen, um in der That das Material für die Genitalanlage der Mantellinie zu entnehmen und dadurch die einseitige Wachstumsverzögerung und mit dieser die Aufwindung zu erklären. Somit ist vielleicht das Schneckenhaus gewunden, weil die Tiere zur Begattung vorgeschritten sind.

Das Schwimmen drängt umgekehrt zur Symmetrie hin. Auf ihm beruht die Zuhilfenahme der Ausatmung zur Locomotion bei den Cephalopoden unter Umbildung des Fußes zum Trichter, die Ableitung der pelagischen Heteropoden von Vorder- und die der Pteropoden von Hinterkiemern. Es kommt hier am wenigsten in Betracht.

Die Auswanderung auf das Land war natürlich den Bewohnern des hohen Meeres versagt. Warum die Cephalopoden nicht terrestrisch wurden, ist früher unter anderem Gesichtspunkte besprochen. Hier kommen weitere Gründe dazu. Einmal hätte die eine Componente der Ortsbewegung, das Schwimmen mittels des Exspirationsstoßes durch den Trichter, aufgegeben werden müssen, eine starke Beeinträchtigung ihrer Öconomie. Sodann aber sind bei den Größenverhältnissen dieser Tiere die nackten Formen mehr weniger ausgeschlossen, da ihr umfangreicher Körper viel schwerer auf Dauer den nötigen Schutz gegen Trocknis finden könnte. Die beschalten aber würden in der gekammerten Schale, in die sie sich nur wenig zurückziehen könnten, auf das allergrößte Bewegungshindernis stoßen. Schließlich zeigt wohl am besten ein Blick auf die Höhe ihrer an strenges Wasserleben angepassten Organisation (z. T. freie Berührung der Linse oder selbst beim *Nautilus* der Retina mit dem Seewasser, die räuberische, auf große Beute gerichtete Ernährung, die Complication der Kiemen etc.) Schwierigkeit über Schwierigkeit, wie denn überhaupt die echten Landtiere nur dadurch gezeitigt worden zu sein scheinen, dass bereits die Vorfahren auf niederer Stufe zu irgend einer Zeit mindestens Amphibien waren. Der Organismus der Cephalopoden ist aber zu seiner enormen Höhe einzig und allein im Meere emporgehoben.

Für die Scaphopoden treten zwei Hindernisse hervor, das Gewicht der Schale und die Fortpflanzung. Wenn auch der nötigen Verstärkung der Muskulatur für die einfache Überwindung der Last des Hauses kein unüberwindlicher Widerstand entgegenträte, so ist doch zu bedenken, dass dies Haus in den Schlamm eingegraben wird, und um ein Gleiches auf dem Lande zu ermöglichen, müsste allerdings bei der viel größeren Härte des Bodens eine enorme Leistungsfähigkeit erzielt werden. Viel wichtiger ist es aber, dass die Geschlechtsprodukte zu freier Befruchtung außerhalb des Tieres durch die hintere Schalenöffnung entleert werden, und das ist auf dem Lande schlechterdings ausgeschlossen.

Für die Muscheln gilt dasselbe; dazu gesellt sich die Art der

Ernährung von mikroskopischen Bissen, lebenden oder toten, die durch die Atemöffnung hereingestrudelt werden. Die Schwierigkeit, die Schalen in steiler Haltung zu tragen, kommt vielleicht weniger in Betracht.

Für die Chitonen, vorwiegend echte Strandbewohner, ist teils die Langsamkeit der Bewegung ein Hindernis, teils und vor allem die Fortpflanzung, die gleichfalls ohne Begattung durch freien Spermaerguss erfolgt (der Same mag dann vom weiblichen Tiere, wie bei den Muscheln, eingestrudelt werden).

Somit bleiben bloß die Schnecken. Und deren Auswanderung ist zweifellos von Anfang an eine reichliche, wahrscheinlich ununterbrochene gewesen, wie sie jetzt noch fortdauert. Und zwar haben sich die verschiedensten Gruppen der Vorder- und Hinterkiemer beteiligt.

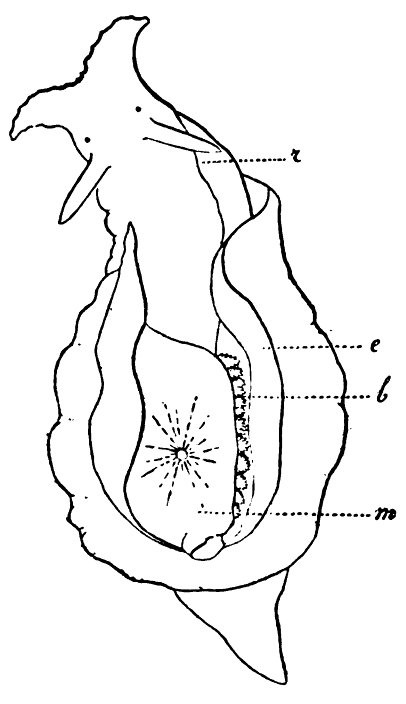


Fig. 180. *Aplysia depilans*. r Samenrinne, e Epipodien, b Kieme, m Mantel. (Aus FISCHER.)

Die Vorderkiemer haben die Neuanpassung durchweg unter dem Schutz ihres Deckels vollzogen, und so die Neurobranchien oder Netzkiemer nach alter Bezeichnung geliefert. Der Name passt nicht mehr, seit wir wissen, dass die Tiere zwei ganz verschiedenen Gruppen angehören, den Rhipidoglossen oder Scutibranchien, jenen ältesten Diotocardiern mit den beiden Vorkammern etwa des Muschelherzens, welche die Helicinen geliefert haben, und den Ctenobranchien, aus denen die große Masse der sogenannten Cyclostomaceen sich ableitet.

Die Litorinen bilden zu ihnen jetzt noch den biologischen und vielleicht systematischen Übergang; immerhin ist zu erwarten, dass fortschreitende Erkenntnis hier noch eine Reihe wesentlich verschiedener Wurzeln bloßlegen wird.*)

Viel schwieriger sind die Beziehungen der Pulmonaten zu verfolgen. Sie sind zwar mit größter Wahrscheinlichkeit von den Opisthobranchien aus abgezweigt, aber es bleibt vor der Hand dunkel, in wie weit die beiden jetzt lebenden Stämme derselben, die Gymnobranchien und die Steganobranchien (Fig. 180) an ihrer Erzeugung Anteil genommen haben. Wiewohl die allgemeine Wahrscheinlichkeit dafür spricht,

*) Dass die Ampullarien nie über das Stadium amphibiotischer Lebensweise hinausgegangen sind, wurde früher wahrscheinlich gemacht.

dass die Schale der Bedecktkiemer eine notwendige Bedingung abgegeben habe bei der Umwandlung zu Landtieren, so bleibt doch für manche Nacktschnecken, die wir zu erwähnen haben werden, nicht ausgeschlossen, dass sie an Meeresnacktschnecken, Gymnobranchien (232), anknüpfen, zu denen sie freilich nur noch sehr entfernte Beziehungen zeigen.

Die Paläontologie weist darauf hin, dass die Pulmonaten die ältesten Landschnecken waren, vom Carbon mindestens aus; doch ist eine Helicinid (*Dawsoniella*) aus der gleichen Periode wahrscheinlich. Auf jeden Fall steht soviel fest, dass den Pulmonaten weit beträchtlichere Umbildungen aufgeprägt wurden durch den neuen Aufenthalt als den Deckelschnecken; daher die Schwierigkeit systematischer Schlussfolgerung.

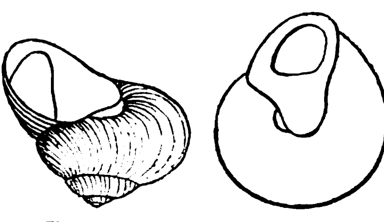


Fig. 181. *Dawsoniella Mecki.* Carbon. (Aus Fischer.)

Bei den Pulmonaten aber haben wir zunächst die scharfe Einteilung in die Basommatophoren und die Stylommatophoren, jene gegenwärtig an das Süßwasser, diese an das Land gebunden. Es dürfte sich zeigen lassen, was Sollas bereits vermutet hat, dass man auch die Basommatophoren als alte Landtiere zu betrachten hat, Limnäen so gut als Auriculaceen. Sodann stehen sich unter den Stylommatophoren verschiedene Gruppen scharf gegenüber, die eigentlichen, die ich als Pleurommatophoren bezeichnen möchte, mit der Lage des Auges seitlich auf dem Fühlerknopf, und die Mesommatophoren der malayisch-australischen Region, die nackten Athoracophoriden (233); von diesen aber steht die tropische Gruppe der nackten Vaginuliden wiederum, wiewohl in etwas nahe, doch noch so weit abseits, dass es wahrscheinlicher ist, die Verbindungsglieder der verschiedenen Gruppen seien im Meere zu suchen, als auf dem Lande; wie denn bei diesen ungegliederten Geschöpfen die Folgen der Landanpassung notgedrungen die stärksten Convergenzen bewirken mussten. Versuchen wir, den labyrinthischen Spuren im Lichte der durch das Landleben geförderten Adaptionen ein wenig nachzugehen.

Folgerungen für das Integument (Ectoderm).

Die Haut der Landschnecken ist von der der aquatilen fast gar nicht verschieden, im stärksten Gegensatz zu den übrigen Landtieren. Sie behält das Wimperkleid. Höchstens beschränkt es sich auf einzelne Bezirke, worüber wir, wie über alle histologischen Fragen, schlechthin Leydig die umfassendsten Ausführungen verdanken (235 u. a. O.). Auch die Sinneszellen scheinen in gleicher Weise diffus verteilt zu bleiben. Eine Besonderheit finden wir im Wesentlichen an den Drüsen.

Sie ziehen sich durchweg mehr aus der Fläche der Sohle zurück,

die, wie es scheint, der Unterlage eine dicke Schicht Cylinderepithel entgegensetzt. Eine Fußdrüse, wie sie bei vielen Prosobranchien auf der Unterfläche der Sohle ausmündet, fehlt allen Landschnecken nach den bisherigen Erfahrungen. Dafür concentrieren sich die Drüsen zu größeren Aggregaten am Rande, meist vorn, im Zusammenhang mit der Bewegung, s. o. Die Pleurommatophoren, Mesommatophoren und Vaginuliden erhalten den langen Fußdrüsenschlauch, der sich zumeist in die Sohle einbettet und an deren vorderem Rande mündet. Wenn auch über den Umfang der Funktionen dieser Fußdrüse noch keine volle Klarheit herrscht, so bleibt doch die Thatsache, dass er bei allen Landpulmonaten vorhanden, bestehen. Seine Ausbildung wechselt, indem er bei manchen sich aus der Sohle löst und frei in die primäre Leibeshöhle hineinragt (*Amalia*, *Stenogyra*, Athoracophoriden, Vaginuliden u. a.). Bei letzteren hat auch seine Decke, die sonst meist von einer Flimmerrinne eingenommen wird, ihren Drüsenbelag. Bei *Cyclostoma* mündet ungefähr an gleicher Stelle ein langer, vielfach aufgewundener Schlauch. Unser *Pomatias*, der bis Süddeutschland hereinragt, hat umgekehrt zwei lange, gerade Drüsentaschen in der Sohle mit der Mündung am Hinterende zu beiden Seiten der Schwanzspitze (234). Diese Drüsen haben nichts mit der Bewegung zu thun, sie kommen umgekehrt während der Ruhezeit in Betracht, indem sie zwei breite trocknende Schleimbänder erzeugen, die zwischen Schale und Deckel hervorkommen und dem Tiere gestatten, sich an senkrechten Flächen, Bäumen, Felsen, zu befestigen. Sie sind recht eigentlich ein Mittel, welches dem Tier dauernd vom Boden entfernt sich aufzuhalten gestattet.

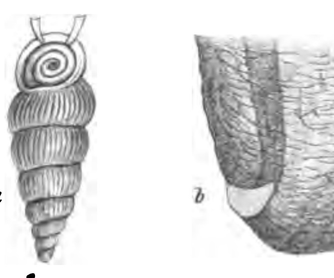


Fig. 182. *Pomatias tesselatus.*
a an trocknen Schleimbändern aufgehängt, *b* Hinterende mit den Mündungen der Schleimdrüsen. (Original.)

Sodann aber wird, wie bei einer *Helix* etwa, die gesamte Haut der Pulmonaten reich an verschiedenen einzelligen Drüsen (mit Ausnahme der Sohle), welche teils der Trocknis entgegenwirken, teils gegen feindliche Angriffe Schutz gewähren. Ihr Sekret wechselt namentlich bei den Nacktschnecken; bald ist es ein lebhaft rot oder gelb gefärbter Schleim (*Arion*, *Limax maximus* in den roten Varietäten der Südalpen, Griechenlands etc. *L. tenellus*, *variegatus* etc.), bald ist es weiß kalkig (*Agriolimax agrestis*), bald mehr zäh firnissartig (*Amalia marginata*) und dann für einen Vogelschnabel sicherlich höchst eklig, bald scheint es aus dicken Mengen guaninsauren Kalks zu bestehen (äthiopische Urocycliden, 233). Die Schleimmengen, die bei *Testacella* zur Cyste erhärten, sind schon erwähnt; der Mantelrand der *Helices* wird außerordentlich drüsig verdickt, um beim Zurückziehen ins Haus bald noch einen Kalk- oder Schleim-

deckel zu liefern, bald eine durch ausgeatmete Luft blasige Schleimmenge Verfolgern entgegenzusetzen. Bald endlich finden wir, bei Athoracophoriden und *Vaginula*, den ganzen Rücken bedeckt mit körnigen Warzen, die sich bei genauerem Studium als compliciertere Drüsen herausstellen; es sind becher- oder schlauchförmige Einsenkungen, besonders tief und selbst verzweigt am Rande des Notäums, sie haben das Sekret aus den Drüsenzellen der dicken Cutis, die sich um die Becher gruppieren, nach außen abzuführen. Diese Drüsen, von den übrigen einzelligen so verschieden, sind deshalb von besonderer Wichtigkeit, weil sie bei keiner Gehäuseschnecke, wohl aber bei den marinen Amphibioten, den Onchidien, ebenso vorkommen (236, 386). Sie weisen darauf hin, dass wir es hier vermutlich mit einer Gruppe zu thun haben, die direkt als Nacktschnecken aus dem Meere aufs Land gegangen ist.

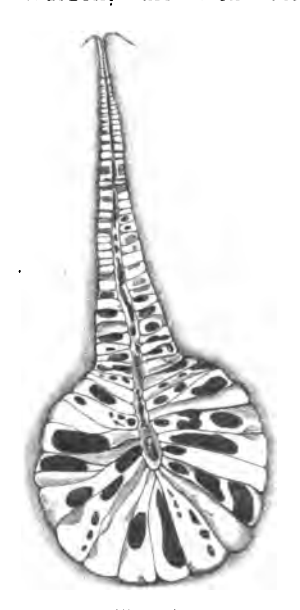


Fig. 183.
Hautdrüse von *Onchidium celticum*. (Nach JOYEUX-LAFFUIE.)

Das führt uns aufs Hautrelief. Bei den letztgenannten ist eine Prädisposition für das Landleben geschaffen durch die Runzelung, die mit den Drüsen verbunden ist. Wir wissen aber nicht gewiss, ob nicht auch die Onchidien ursprünglich auf dem Lande entstanden (s. u.) Es ist zweifellos, dass die einfachsten Landmollusken eine glatte Haut haben, wie die Wasserlungenschnecken. Natürlich werden die mannigfachen secundären Anhänge der Meeresschnecken, Epipodialtaster, Lappen u. dergl. gespart, sie würden zum Austrocknen neigen; ein Grund mehr, die Conturen des Landschneckenleibes von den verschiedensten Seiten her convergieren zu lassen. Die Hautoberfläche selbst erleidet wiederum die wenigsten Abänderungen bei den terrestrischen Prosobranchien, sie bleibt glatt wie bei den marinen, sie kann eben jeder ungünstigen Beeinflussung der Atmosphäre schnell und völlig entzogen werden. So glatte Hautfläche haben unter den Pulmonaten bloß die im und am Boden lebenden (s. o.), namentlich Vitrinen, Hyalinen, Daudebardien, Testacellen. Jede Emancipation von der streng terri-, humi- oder muscicolen Lebensweise fordert besondere Einrichtungen, um die Haut feucht zu erhalten. Dazu furchen sich zunächst Rinnen aus, über den in der Cutis hinziehenden venösen Gängen, die nunmehr als Bewässerungsröhren erscheinen (so besonders gut bei Testacellen, Amalien, *Agriolimax* u. a.). Zwischen den Furchen erhebt sich bei anderen die Haut mehr oder weniger regelmäßig, bei den der Berieselung am meisten bedürftigen Nacktschnecken (*Arion*, *Limax*, *Urocyclus*) in langen Kämmen, bei den beschalten zu kürzeren, drüsigen Runzeln. Es leuchtet ein, dass die Furchen der Feuchthaltung zu gute kommen; das wird aber noch stärker durch die

Zubilfenahme der Harnflüssigkeit, wobei wohl noch nicht ausgemacht ist, inwieweit die Niere nach Bedürfnis vorwiegend als Wasserausscheidungswerkzeug fungiert. Die Flüssigkeit läuft, wie man bei den Arioniden oft zu beobachten Gelegenheit hat, in der Rinne rings um das Mantelschild weiter und von da in die Taschen. Jedenfalls ist es nicht zufällig, dass gerade die Nacktschnecken die Runzeln mit den Furchen dazwischen am regelmäßigsten vom Mantelrande ausstrahlen lassen.

Zu vergessen ist nicht, dass die Schnecken, einigermaßen trocken gehalten, nachher begierig Wasser trinken, das durch den Darm der Haut wieder zugeführt wird. Ausgeschlossen bleibt aber auch nicht die Wasseraufnahme durch die Haut direkt (237. 238). Denn Gehäuseschnecken, unter Wasser gebracht und eifrig an den Wänden des geschlossenen Gefäßes kriechend, um zu entfliehen, schwellen allmählich so sehr auf, dass ihnen nach der Herausnahme die Retraktion ins Haus nur ganz allmählich gelingt unter fortwährendem Auspressen von Wasser durch die Haut. Man will wohl solches Aufquellen als einen krankhaften Zustand auffassen, der erst eintritt, wenn die normale Spannung der Gewebe nachgelassen hat. Die Entscheidung ist schwierig. Dass aber ein Wasservorrat im Mesenchym, mag er aufgenommen sein wie er will, wirklich ein höchst vortheilhaftes Reservoir abgeben kann, beweist unser *Limax arborum*, die einzige Nacktschnecke, die bei uns an Felsen und Bäumen in die Höhe steigt, an letzteren oft bis in die Wipfel, und die ebenso Trockenschutz nicht immer am Boden, sondern häufiger in Astlöchern, unter Rinde, oder in Ritzen oft weit oben an Felswänden sucht. Es wird ihr nur ermöglicht durch das Wasser in der primären Leibeshöhle, welches bisweilen mehr als den doppelten Raum der Eingeweide einnimmt, wie man am durchscheinenden Tier sieht.

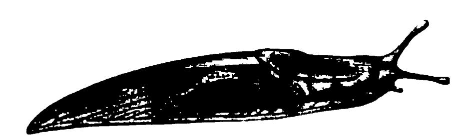


Fig. 184. *Limax arborum.* Die Eingeweide scheinen in der Vorderhälfte der sonst mit Wasser gefüllten Leibeshöhle durch. (Original.)

Von besonderer Wichtigkeit ist natürlich das Haus. Ihm fehlen die mannigfachen Verzierungen der Stacheln, Buckel u. s. w., welche zum guten Teil den Sammlungswert der Meeresschnecken ausmachen. Nur bei den allerkleinsten und kleineren, unter dem einheimischen wenigstens, mögen sich Rippen und Fortsätze erhalten (*Vallonia costata, Acanthinula*). Seine Stärke, sein Kalkreichtum, der mit den Kalkgehalt des Bodens wechselt, ist doch wesentlich eine Funktion der Feuchtigkeit. Weniger tritt es bei den gedeckelten in den Vordergrund, denen der Verschluss ohne weiteres die Auswanderung gestattet (Litorinen, Baumneritinen der malayischen Region). Immerhin haben auch solche Neurobranchier, die eine rein humicole Lebenweise führen, wie unsere kleine *Acme* oder die *Hydrocaena*, das zarteste Gehäuse, und umgekehrt werden die Cyclostomaarten, die in die Sahara eindringen, dickschalig (*Leonina*). Unsere Pulmonaten zeigen es viel besser, in den Varietäten

sowohl derselben Art, als in den verschiedenen Arten und Gattungen. Auf dem regenreichen Erzgebirge erzeugt *Helix nemoralis* z. B., wie S. 165 erwähnt, eine pergamentartig dünne Schale, die zugleich klein bleibt, in unseren Niederungen wird sie viel kalkreicher, dicker und größer. Dass dabei der kalkarme Urgebirgsboden des Erzgebirges in Betracht kommt, wird man nicht bezweifeln, wie denn auch *Helix pomatia* auf Sandstein dünnschalig wird und auf dem kalkfreien Terrain von Landsend und an ähnlichen Stellen Vorderasiens gar keine Gehäuseschnecken leben sollen. Dennoch zeigt weitere Umschau, dass auch gleicher granitischer Urgebirgsgrund große harte Schalen bei derselben *Helix nemoralis* hervorzubringen vermag. Die Exemplare von Nordportugal (Braga, Serra de Gerez) gleichen unseren größten etwa vom Muschelkalkgebiet. Da aber Nordportugal in der Niederschlagsmenge die Höhen des Erzgebirges noch übertrifft, so folgt, dass noch ein anderes Moment ins Spiel kommt, die Wärme nämlich. In der That ist feuchte Kälte kräftiger Schalenbildung abhold, wie sich leicht durch Vergleich zeigen lässt. Dabei muss man aber selbstverständlich stets Adäquates in Parallele setzen, und nicht etwa erwarten, in feuchten Tropengegenden keine dünnschaligen Schnecken zu finden, da es deren im Gegenteil dort massenhaft giebt. Nur unter sonst gleichen Bedingungen scheint Wärme die Dicke des Hauses zu fördern, Kälte sie zu hemmen. Am meisten fördernd aber ist Trocknis und, der Verdunstung entsprechend, trockene Wärme, daher wir an den kahlen Abhängen des Mediterrangebietes z. B. vorwiegend festschalige Arten antreffen, die noch dazu ihrem Epiphragma, das sie bei jeder Trockenperiode abscheiden, sogleich derben Kalk beimengen (*Helix naticoides*, s. o. S. 191, *Leucochroa candidissima* u. a.). Unter den einheimischen ist wohl *Buliminus radiatus*, der trockene Abhänge bevorzugt, am meisten von seinen hygrophilen Gattungsgenossen durch Dicke der Schale ausgezeichnet. Solche Hygrophile, die sich durchweg durch zartere Gehäuse auszeichnen, sind die Vitrinen, Hyalinen; in zweiter Linie *Zonitoides*, *Cochlicopa*, *Vertigo* u. s. w. Das Capitel lässt sich hier sehr weit ausdehnen. Hinweisen müssen wir wenigstens noch auf die Mündungsverhältnisse. Felsenschnecken werden vorzugsweise durch enge Mündung sich vor Verdunstung schützen, wie die Clausilien, *Helix lapicida* u. s. w. Feuchtigkeit gestattet Erweiterung, womit wiederum nicht gesagt sein soll, dass sie notwendig bedingt sei, aber die Vitrinen z. B. sind nur im Feuchten möglich. Danach richten sich denn auch die Verschlussvorrichtungen von den hinfälligen Epiphragmen bis zum Schließknöchelchen der *Clausilia*.

Bei allen diesen abgestuften Vorrichtungen bleibt aber doch eine gewisse Anpassung, wahrscheinlich auf Grund einer bis jetzt nicht nachweisbaren geweblichen Verschiebung, welche die Constitution ändert, wie man zu sagen pflegt. Die lange Lethargie, die manche Landschnecken zu überstehen vermögen und die sich auf Jahre erstreckt, ist jedem Sammler zu bekannt, als dass Beispiele angebracht wären (s. Kap. 3); man wundert sich, dass Tiere, die man abwechselnd im

kalten und geheizten Zimmer aufbewahrt hat und die man für längst abgestorben hielt, wieder herumkriechen, wenn sie behufs der Schalenreinigung für die Sammlung angefeuchtet wurden. Meist achtet man aber nicht auf die Herkunft und die klimatischen Verhältnisse ihrer Heimat, in denen der Schlüssel liegt für die graduellen Unterschiede, welche die Arten zeigen. Hartwig hat einige rationelle Versuche gemacht, welche die klimatische Einwirkung sehr klar zeigen (239). Unsere *Helix nemoralis* war in $7^1/_2$ Monaten durch Trocknis getötet, *Helix undata* von Madeira mit seinem feuchten Klima und nur vier trocknen Sommermonaten, in welchen aber oft reichlich Tau fällt, war nach 16 Monaten abgestorben, nach drei bis vier Monaten lebten die Madeiraschnecken stets wieder auf, *H. polymorpha* auch noch nach $7^3/_4$ Monaten. *Helix lactea* von der Südküste des trocknen Teneriffa dagegen lebte nach 16 Monaten wieder auf. Schade ist es, dass die Versuche nicht mit derselben Art von verschiedenen Localitäten gemacht wurden, in welchem Falle sie noch einwurfsfreier sein würden. In Bezug auf die letzte Schnecke, *H. lactea*, kann man Aucapitaine's Experiment anführen. Er sammelte zwölf Exemplare in der algerischen Sahara, nachdem es dort seit fünf Jahren nicht geregnet haben sollte. Er packte sie in eine Kiste und fand sie nach viertehalb Jahren noch lebend. Die Schnecken, die mir mein Freund Chaves von den Azoren schickte, kamen sämtlich tot an, nachdem sie eine nur etwa vierwöchentliche Reise überstanden hatten. Die Azoren haben aber gar keinen trocknen Monat. Dass Vitrinen schon nach wenigen Stunden sterben, wenn sie trocken gehalten werden, ist jedenfalls das andere Extrem*), das kaum schroffer gedacht werden kann.

Bei den Gehäusen darf eine phylogenetische Beziehung nicht übergangen werden. In neuerer Zeit sind bereits im Carbon, wie erwähnt, unter ausnahmsweise günstigen Erhaltungsbedingungen verschiedene Schalen von Landpulmonaten aufgefunden, nachher tauchen sie erst wieder in der Kreide auf, um im Tertiär allmählich zu modernem Reichtum anzuschwellen. Jene Schalen aus der Steinkohle gehören bereits den beiden Haupttypen an, die wir jetzt noch unterscheiden können, *Dendropupa* ist gestreckt und engmündig, *Zonites* ist flacher und erweitert die Windungen continuierlich bis zur Mündung. Aus anatomischen, noch mehr fast aus biologischen Gründen, auf die wir zurückkommen müssen, lässt es sich wahrscheinlich machen, dass wir die recenten auf diese beiden uralten Formen als zwei parallele Reihen zurückzuführen haben. Freilich geht die flache oder kuglige Schale bisweilen innerhalb derselben Gattung in die turmförmig erhabene über (*Helix turrita*, die Buliminen, von den Helices nicht zu trennen, u. s. w.). Dennoch haben die übrigen, wie die Pupen, Clausilien, *Cochlicopa*, wieder ihre Endverengung, vor allem aber in der Anatomie eine Reihe von

*) Hierzu mag man als Contrast nehmen, dass eine *Nassa obsoleta*, also eine marine Kiemenschnecke, unter dem Schutze ihres Deckels ein Jahr lang im Trocknen lebendig blieb, trotz starkem Temperaturwechsel (387).

Zügen größerer Einfachheit, z. B. in den Genitalien (stets ohne Pfeilsack und Zubehör), an der Sohle (s. u.), dass sie sich den Vitriniden und Heliciden, die zusammenzugehören scheinen, gegenüberstellen. Ihre Nahrung besteht häufiger in Kryptogamen, Clausilien fressen Flechten, *Pupa inornata*, die nur zwei Fühler hat, ist an Farnkraut zu finden (419), sie sind muscicol u. dergl. (vergl. Cap. 28). Doch solche Andeutungen von Polyphylie treffen wir gleich noch mehr.

Eine der wesentlichsten Umwandlungen in Folge der Landanpassung hängt mit dem Rückzug ins Haus zusammen und mit der Retraktion schlechthin. Bei den gedeckelten Neurobranchien ist der Spindelmuskel noch, wie bei den aquatilen Vorderkiemern, innig mit dem allgemeinen Hautmuskelschlauche verschmolzen; der Rückzug erfolgt, indem die Sohle, dem Deckel zu liebe, durch einen Querbruch zusammenknickt, so dass Vorder- und Hinterhälfte aneinanderliegen, in welcher Lage der Deckel von selbst auf die Mündung zu liegen kommt. Tiefer geht der Rückzug nicht.

Ganz anders die beschalten Stylommatophoren. Manche hygrophile, wie die Vitrinen, vermögen sich zwar gleichfalls kaum völlig in die Schale zu bergen. Je weiter aber die Anpassung an die Trocknis vorgeschritten ist, desto tiefer vermag das Tier sich zurückzuziehen, so dass es schließlich, durch Verdunstung und Hunger zusammengeschrumpft, höchstens noch die hintere Hälfte des Innenraums ausfüllt, die Etappen des Rückzugs durch eine Anzahl hintereinander gelegener Epiphragmen kennzeichnend. Die Körperhaltung aber ist dabei völlig verändert, nicht mehr die Sohle bildet das letzte, der Mündung zugekehrte Ende, sondern die dickdrüsigen Mantellappen werden, durch ihren Kalkgehalt am meisten gegen Verdunstung geschützt, allein der Atmosphäre zugekehrt. Der ganze Körper, so weit er bei dem kriechenden Tiere außerhalb der Schale sichtbar ist, hat sich, den Kopf voran, eingestülpt, jene bekannte Umlagerung, die mit Hilfe des losgelösten Spindelmuskels zu Stande kommt. Bei den Stylommatophoren allein kann von einem echten Spindelmuskel geredet werden. Dieser Columellaris zerlegt sich somit, mit einfacher Wurzel entspringend, in drei Componenten, einen Faserzug für den Pharynx und zwei für die großen (und kleinen) Fühler, die wie ein Handschuhfinger eingekrempelt werden, auch für sich allein bei Berührung, wo noch der übrige Teil ausgestülpt bleibt. Dabei deutet aber ein verschiedener Zustand der Columellariszusammensetzung verschiedene polyphyletische Entstehungsweise an. Im höchsten Falle hat er die gemeinsame Wurzel, bisweilen in beträchtlicher Länge, wie bei den Vitrinen, in anderen aber entspringen die Componenten für sich, in noch anderen ist der eine Fühlerretractor mit dem Pharynxretractor verschmolzen, der Fühlermuskel der anderen Seite dagegen hat getrennten Ursprung (s. u.). Dazu können sich noch weitere Muskelbündel aus dem Hautmuskelschlauche loslösen, solche, welche die vorderen Sohlenpartien einstülpen (Zoniten, viele Helices), und solche, die umgekehrt nach der Schwanzspitze ziehen (*Clausilia*). Auch sie treten zum Spindelmuskel in verschiedene nähere oder fernere Beziehungen. Wahrscheinlich deutet dieser Wechsel

verschiedene Zweige an, die sich auf selbständigen Wegen entwickelt haben. Nur ist der Mangel an Fixationen, der präciseren Determinationen widerstrebt, ein bedauerliches Hindernis für genaue Durcharbeitung.

Wesentlich verschieden vollzieht sich der Kopfschutz bei den Vaginuliden und den Janelliden oder Athoracophoriden. Letztere nur mit zwei, jene mit vier Fühlern begabt, haben diese nicht hohl, sondern nach Art der Prosobranchien solid, bald mehr cylindrisch (*Janella*), bald mehr konisch oder dreikantig pyramidal (*Vaginula*). Die Janellen haben dabei wenigstens einen kurzen Basalcylinder ausgehöhlt, und eine Anzahl getrennter Muskelbündel inserieren sich an der Haut in der Nachbarschaft, um den kurzen Fühler zurückzuziehen.

Bei *Vaginula* werden die Fühler gar nicht einzeln hereingeholt, sondern immer in Gemeinschaft, höchstens können die unteren zusammen für sich bewegt werden, nie aber werden die oberen allein herausgestreckt. Der Mechanismus beruht auf völlig anderer Grundlage. Die ganze Stirngegend über dem Maul ist tief eingesenkt, so dass der Kopf, wenigstens in seiner oberen Fläche, wie in einer Scheide steckt; und es ist die gesamte Kopfhaut, mit den daransitzenden Fühlern, die durch Blutdruck aus der Nackenkappe hervorgepresst oder durch kurze, aus der Nachbarschaft vom Integument entspringende Muskelbündel unter dieselbe zurückgezogen wird.

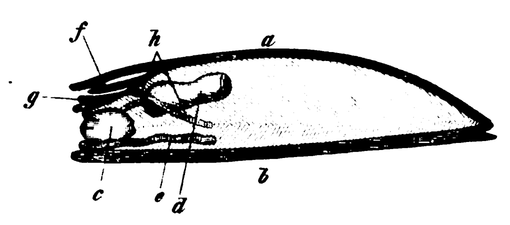


Fig. 185. Längsschnitt durch *Vaginula*, schematisch. *a* Rücken-, *b* Bauchhaut, *c* Pharynx, *d* Darmanfang, *e* Fußdrüse, *f*, *g* Fühler, *h* deren Retraktor. (Original.)

Beiden merkwürdigen Gruppen fehlt das für die Stylommatophoren charakteristische, sonst nur den Testacellen mangelnde Paar von Lippentastern und Mundlappen.

Diese Eigentümlichkeiten sichern den beiden Gruppen eine gesonderte Entstehung. Und man kann die geographische Verbreitung zu weiteren Schlüssen verwerten. Die Janelliden finden sich in dem Gebiet, das in der Jurazeit (nach Neumayr) einen besonderen, malayisch-australischen Continent ausmachte, auf dem sie vermutlich ihre gesonderte Entstehung nahmen. Die Vaginuliden dagegen verbreiten sich gleichmäßig durch die tropische und subtropische Zone der alten und neuen Welt.

Ganz anders die übrigen Nacktschnecken. Sie alle zeigen mehr oder weniger bestimmte Reste eines einheitlichen Spindelmuskels, der den Vorderkörper, zum mindesten die Fühler einstülpt. Daraus ergiebt sich ihre Abstammung von Gehäuseschnecken. Am klarsten ist es bei den Limaciden, bei den Ackerschnecken, bei den Amalien, den Parmacellen, den afrikanischen Urocycliden, bei der azorischen *Plutonia*, bei den Daudebardien, bei den Trigonochlamydinen des Kaukasus. Bei allen sind die drei Componenten des Columellaris, für den Pharynx und die Fühler, in eine einzige Wurzel zusammengefasst. Freilich zeigt die übrige Anatomie zusammen mit der geographischen Verbreitung, dass

sie keine gemeinsame Familie repräsentieren, sondern einzeln zu sehr verschiedenen Zeiten sich entwickelt haben. Eine Sonderstellung nehmen aber die Arioniden ein (*Arion*, *Geomalacus*, vielleicht *Meghimatium*). Bei ihnen sind die drei Componenten des Spindelmuskels scharf gesondert, der Pharynxretraktor entspringt am weitesten nach hinten an der hinteren Umgrenzung des Mantelrandes, an dessen Seiten die Fühlerretraktoren ihren Ursprung nehmen; ja bei *Philomycus*, bei dem der Mantel secundär sich über den ganzen Rücken ausgedehnt hat, kommt der Schlundkopfmuskel ganz vom Hinterende, die Fühlermuskeln von der Grenzlinie zwischen Sohle und Körper in der Mitte des Körpers.



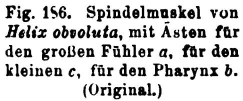


Fig. 186. Spindelmuskel von *Helix obvoluta*, mit Ästen für den großen Fühler *a*, für den kleinen *c*, für den Pharynx *b*. (Original.)

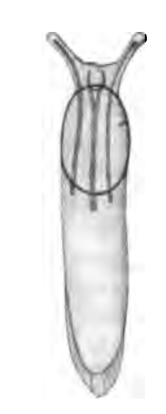


Fig. 187. *Arion* mit den Retraktoren. (Original.)

Die Bedingungen, welche aus Gehäuseschnecken nackte schufen, lassen sich glücklicherweise verfolgen. Sie hängen direkt mit dem Wasser zusammen. Wie die Nacktschnecken durchweg hygrophil sind, so sind sie auch unter dem Einfluss der Feuchtigkeit entstanden, ein Satz, der die Bedeutung der Biologie für die Phylogenie ins hellste Licht setzt. Die azorische *Plutonia* ist nach Anatomie, Färbung u. s. w. weiter nichts als eine zur Nacktschnecke umgewandelte Azorenvitrine, die gleichzeitig sich der Regenwurmnahrung angepasst hat, unter entsprechender Veränderung der Vitrinenradula zu der der Testacellen u. dergl. (s. o. Cap. 10). Diese Anpassung zwang sie zu unterirdischer Lebensweise, die sie wiederum dem Wechsel der Luftfeuchtigkeit noch mehr entzog. Ihr Aufenthalt auf den ewig feuchten, mit Wasser durchtränkten Höhen, an den sumpfigen, mit Leber- und Torfmoosen überwucherten Kraterrändern, ist so recht geeignet, der Feuchtigkeit unausgesetzte Einwirkung zu verleihen. Die Azorenvitrinen erweitern aber unter Umständen ihren Mantel so, dass er die ganze Schale bedeckt (unter gleichem Einfluss), so dass sie erst auf Reiz, in Alkohol etc. wieder hervortritt. Was Wunder, wenn schließlich die sich berührenden Mantelränder verwuchsen, die verdeckte Schale sich reducierte, kurz die *Plutonia* entstand?

Wie diese, lassen sich aber unsere übrigen Nacktschnecken, wenn man ihre geographische Verbreitung im einzelnen berücksichtigt, auf feuchte, intermarine Gebirge zurückführen, auf den Kaukasus (Limaciden), auf Mittelmeergebirge und -inseln (Amalien), auf das alte Scheidegebirge

zwischen dem Mittelmeer und dem Atlantic (Arioniden). Dabei ist es interessant, dass kaum eine andere Tierfamilie sich in Europa so selbständig verbreitet hat, wie die Nacktschnecken. Während die europäische Tierwelt einen Appendix der asiatischen darstellt, im Süden gemischt mit afrikanischen Formen, die aber von Westen her nicht über Südfrankreich hinausreichen, so folgen zwar die Limaciden dem allgemeinen Zug entlang dem Gebirgsrückgrat (der Feuchtigkeit entsprechend) von Ost nach West, und nehmen nach Westen ab. Die Arioniden aber haben den umgekehrten Weg eingeschlagen. Ihr Verbreitungscentrum geht vom Atlas an der portugiesischen Küste entlang, *Letourneuxia* im Süden, die Geomalacusarten auf die spanisch-portugiesischen Scheidegebirge verteilt, die nördlichste Art bis in die Südwestecke von Irland reichend. Die weit verbreiteten Arten endlich gehen von Mittel- und Nordportugal am Nordrand entlang bis zu uns, der große *empiricorum* bis in die Ostseeprovinzen, allmählich gesellen sich einige neue Arten dazu, die beinahe circumpolar werden (*subfuscus*, *Bourguignati*).

Stellt man mit dieser auffallenden Thatsache die andere zusammen, dass eine Anzahl von Nacktschneckengattungen in schärferer systematischer Sonderung als irgendwelche Gehäuseschnecken vielfach zerstreut und zerrissen auf dem Erdball auftauchen (*Prophysaon*, *Agriolimax* in Nordamerika, *Philomycus* von Centralamerika über Japan bis Java, *Hyalimax* auf den Mascarenen, der noch unklare *Anadenus* auf dem Himalaya, *Lytopelte* vom Kaukasus durch Nordpersien u. s. w.), dann kann man sich dem Eindrucke schwerlich verschließen, dass wir es hier mit einer Reliktenfauna zu thun haben, die einst für die Aufklärung alter Land- und Wasserverteilung noch eine wichtige Bedeutung erlangen wird. Es liegt nahe, an Zeiten allgemeinerer Feuchtigkeit zu denken; da die moderne Geologie hier zur Kritik neigt, hat man es wahrscheinlich mit Beweisen alter besonders feuchter Lokalitäten zu thun, seien es Hochgebirge zwischen alten Meeren, seien es Inseln gewesen. Wir dürfen nicht weiter gehen, als auf das Problem hinzuweisen.

Die Atmung.

Einer Wasserschnecke mag es nicht schwer werden, sofern sie sich zunächst ans Feuchte hält, ihren Sauerstoffbedarf aus der Luft zu decken. Das einschichtige dünne Epithel, stets feucht erhalten, mag dem Gaswechsel auf beiderlei Art günstig sein. Die früher erwähnte *Limnaea abyssicola*, mit Wasser in der Lungenhöhle, zeigt den grellsten Umschlag. Schleimhäute, die nicht zu drüsenreich sind, mögen durchweg das passende Substrat für die Respiration abgeben; es ist nur nötig, die Haut mit Blutgefäßen genügend zu canalisieren. So wurde denn bei den Neurobranchien einfach unter Rückbildung der Kieme die Decke der Kiemenhöhle mit einem Blutgefäßnetze ausgestattet, und die Lunge war fertig.

Viel schwieriger liegt die Sache indes bei den eigentlichen Pulmonaten. Die Steganobranchien, von denen vermutlich, wenigstens

teilweise, der Ausgang genommen wurde, haben die Kieme mehr äußerlich, die zarte Schale hat noch keine Kiemenhöhle unter sich. Hier musste also eine ganz neue Lungenhöhle geschaffen werden. Benutzte sie vorgebildete Organe, oder wurde eine Einstülpung sui generis gebildet? v. Jhering ist für die erstere Alternative eingetreten, indem er meint, der Harnleiter sei unter Erweiterung zur Atmung verwandt worden, daher er die Pulmonaten als Nierenatmer oder Nephropneusten bezeichnet (240). In der That scheint der Vorgang stattgefunden zu haben, aber doch nur in sehr beschränktem Maße bei den Onchidien, die aber, mit den Vaginuliden verwandt, eine, wie wir sahen, sehr aberrante Gruppe darstellen; namentlich scheint *Atopos*, bei welchem die After-, Nieren- und Lungenöffnung noch vorn liegen, für solche Auffassung einzutreten, denn hier scheint in der That die Lunge nur der mit einem ähnlichen Blätterwerk versehene Endabschnitt der Lunge

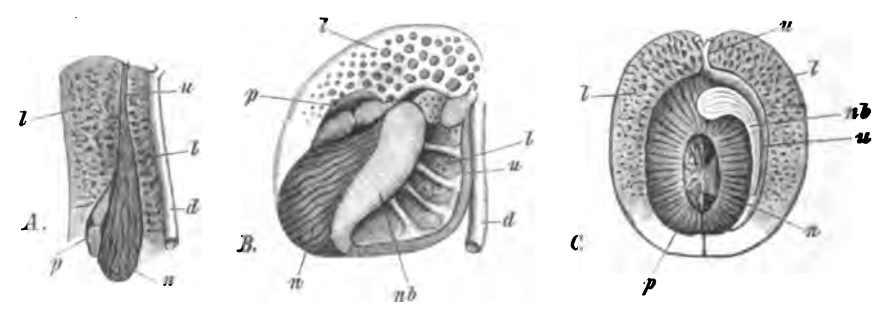


Fig. 188. Mantelorgane von Pulmonaten. *A. Buliminus pruinus*, *B. Limax maximus*, *C. Arion empiricorum*. *l* Lunge, *d* Enddarm, *p* Herzbeutel, *n* Niere (Urinkammer), *nb* Nebenniere (rückläufiger Ureterschenkel), *u* Ureter. (Original.)

zu sein. Für die Stylommatophoren ist seine Argumentation etwa die folgende. Es giebt Arten, bei denen die Niere ohne Harnleiter ihr Sekret hinten in die Lunge ergießt; auf deren Boden bildet sich eine Abflussrinne, die bei verwandten Formen sich zu einem secundären Harnleiter schließt. Der primäre stellt nichts anderes dar als eben die Lunge. (Die meisten Beispiele verschiedener solcher Stadien an deutschen Formen hat auf Braun's Anregung Behme nachgewiesen, 241). In der That hat die Auffassung, genial wie sie ist, viel bestechendes. Doch fehlt es nicht an Einwänden, die auf eine andere, wiewohl nicht allzu weit abstehende Erklärung hindrängen. Die Einwände liegen in der sehr wechselnden Topographie der Nieren- und Ureterabschnitte, die wir durch Braun und Behme kennen gelernt haben. Der Ureter nämlich beginnt als weiter Sack oder Spaltraum vorn an der Niere und wendet sich zunächst nach rückwärts bis in den hintersten Lungengrund, um von dort auf der anderen Seite des Lungenraumes nach außen zu gehen; dieser Verlauf wird durch die obige Hypothese nicht erklärt. Bei *Arion* liegt die Sache zunächst ebenso, aber der ausführende Ureterschenkel zieht unmittelbar auf dem rückläufigen hin, diesen z. T. umfassend. Diese Verhältnisse scheinen sich einfach zu erklären, wenn man die

Lunge als Neueinstülpung auffasst. Ihr Ort neben dem After war ohne weiteres durch die Form der Schale gegeben; wo diese sich öffnet, steht der meiste Raum zur Verfügung. Dabei traf die Einstülpung vorn auf die Ureteröffnung, die sie zurückschob auf der Niere hin, so dass der ursprüngliche Ureter zum späteren rückläufigen Schenkel wurde. Der secundäre Ureter bildete sich dann in der von v. Jhering beschriebenen Weise. Bei *Arion* erfasste wohl die Einstülpung, schräg auf den Harnleiter gerichtet, den mittleren Ureterteil von außen und knickte den Gang ein. Mit solcher Auffassung reimt sich auch wohl am besten die Thatsache, dass die Niere nicht nur auf der Afterseite der Niere liegt, sondern dieselbe auch von vorn nach der anderen Seite ein Stück umgreift, am weitesten bei *Arion*, und hier auch die Niere mit nach dieser Seite ausziehend zu einem besonderen Schenkel um den Herzbeutel herum. Bei anderen Formen, z. B. dem nebenstehend abgebildeten *Buliminus pruinus* von den Azoren, scheint die Einstülpung die Niere gar nicht alteriert zu haben, sodass der Harnleiter gerade nach außen zieht.

Die Folgerungen, die sich aus den anatomischen Verhältnissen für die Phylogenie ergeben, sind überraschend genug. Was bisher als eine geschlossene Gruppe von eng zusammengehörigen Heliciden erschien, löst sich in eine ganze Anzahl paralleler Reihen auf, deren Verlauf und Zusammenhang erst durch weitere Arbeit klar gelegt werden kann.

Der morphologischen Anlage der Lunge steht ihre histologisch-tektonische Ausbildung gegenüber, welche ihre Leistungsfähigkeit bestimmt. Auch in dieser Hinsicht sind die Differenzen überraschend. Gesteigertes Atembedürfnis fordert selbstverständlich eine vergrößerte Atemfläche, und diese wird erzielt durch Maschenbildung des respirierenden Areals, schließlich bis zu einem dichten Schwammgewebe. Die Vollkommenheit dieser Ausbildung geht aber weder mit der Körpergröße, noch mit der Lebhaftigkeit der Tiere Hand in Hand. Unsere großen, beweglichen Limaces z. B. stehen in Bezug auf die Respirationsfläche viel ungünstiger da, als die höchstens gleich große, aber trägere *Parmacella* mit der stärksten Complication des Lungenschwammes, die wir überhaupt bei Pulmonaten finden (243). Des Rätsels Lösung liegt höchstwahrscheinlich in der Anteilnahme der Haut an der Respiration. Sie ist bei *Parmacella* vermutlich gering, wegen der kräftigen Runzelfelderung, in der sie fast mit Helices wetteifert. Die Limaces dagegen mit klarerem, vorwiegend wässerigem Hautschleim, mit oft kräftiger Pulsation der Hautmuskulatur, scheinen noch die Haut zur Atmung heranzuziehen. Noch mehr sicherlich die vielen terri-, musci- und humicolen mit glattem Integument, Vitrinen, Hyalinen, Daudebardien, Testacellen u. s. w. Und man darf in der That sich fragen, ob nicht solches Verhalten, auf das ein spärliches Gefäßnetz der Lungendecke hinweist, es wahrscheinlich macht, dass die ersten Landpulmonaten, jedenfalls von mäßigem Körperumfang und hygrophil, lediglich durch die Haut atmeten und erst nachträglich die Lunge einstülpten. Der Wechsel in deren topographischer Anlage würde dadurch sich am besten erklären.

Die Bewegung.

Die Locomotion der Schnecken ist noch nicht widerspruchslos aufgeklärt. Die Ansicht, die ich selber über die Thätigkeit der Muskulatur dabei vorgetragen habe, wonach die locomotorischen Längsfasern extensil sind anstatt, wie gewöhnlich, contractil, (244) wird wohl noch auf lange hin des einwurfsfreien experimentellen Beweises oder Gegenbeweises entbehren müssen, aus dem einfachen Grunde, weil die complicierte Durchflechtung von Muskelfasern in allerlei Richtung, wie sie den Hautmuskelschlauch bilden, keine Isolierung gestattet, am allerwenigsten in noch lebenskräftigem Zustande. Soviel ich weiß, ist bis jetzt bloß von Seiten Graber's Einspruch erhoben, ohne dass ich diesen oder die von ihm vertretene Auffassung gelten lassen könnte, wobei ich mich auf neue Beobachtungen stützen kann.*) Vor der Hand muss ich also

*) Graber kommt in seinem hübschen Buch (245. II. 130 ff.) auch auf das Kriechen der Schnecken zu sprechen, und fasst es doch wieder auf als ein abwechselndes Ansaugen und Festheften, wie bei der spannenden Bewegung des Blutegels im Großen, wobei hier die Fixationspunkte nur einander viel näher liegen, nämlich in der Entfernung der einzelnen Wellenberge von einander. Er hat, wie mir scheint, dabei nur eins übersehen, dass nämlich die schattenhaften Wellen bei einer am Glase kriechenden Schnecke nicht von wirklichen Wellenkämmen erzeugt werden, sondern von der Änderung des Aggregatzustandes im thätigen Theile der Fasern, von der Gerinnung, was man am allerdeutlichsten bei *Limax maximus* sieht, wo die geronnenen fortgleitenden Querleisten nach innen deutliche Schatten werfen, je nach dem Lichteinfalle. Er hat ferner übersehen, dass in den Contouren der Sohle, namentlich des locomotorischen Mittelfeldes derselben Schnecke, nicht die geringsten Veränderungen statthaben, dass es sich um ein wirkliches Gleiten handelt; kurz, er ist über diese Frage, entsprechend dem großen von ihm bearbeiteten Material, flüchtig hinweggegangen. Er stützt sich vielmehr auf die Thatsache, dass es Schnecken giebt, die sich in der That so bewegen, dass Vorder- und Hinterende sich befestigen und lösen. Er denkt wohl dabei am meisten an *Pedipes*. Für diesen aber kann ich die frühere Auffassung der Zoologen nicht teilen. Vielmehr bewiesen die Beobachtungen lebender Tiere auf den Azoren, dass dieses Schreiten nur ein scheinbares ist, auf einer Querteilung der Sohle lediglich in Folge einer starken Spindellamelle beruhend; vielleicht erhöht es die Objektivität meiner Wahrnehmungen, wenn ich hinzufüge, dass ich Graber's Buch damals noch nicht kannte. Man könnte noch an das Schreiten von *Melampus*, »the marsh-snail«, denken; da dieser aber ebenfalls eine Auriculacee ist, mit entsprechender Spindelverdickung, so wird wahrscheinlich auch hier das Schreiten nur scheinbar vom Gleiten verschieden sein. Die Schneckensohle ist eben schwierig zu verstehen, und Graber begeht z. B. noch das Versehen, dass er den Saugnapf der Heteropoden als eine secundäre Erwerbung betrachtet, da er in Wahrheit der Rest der eigentlichen Sohle ist. Bei den Turbellarien ist es am klarsten, dass die Erwerbung einer »Kriechsohle« nicht von einer spannerartigen Bewegung ausgeht. Leider wissen wir aber über die Art und Weise, wie diese Kriechsohle, die namentlich die Landplanarien auszeichnet, vermutlich auch als Landanpassung, wirkt, noch gar nichts Bestimmtes. Endlich ist gegen die Auffassung der Schneckenlocomotion nach Analogie der spannenden Bewegung etwa eines Blutegels darauf hinzuweisen, dass bei der letzteren die Streckung durchweg auf Antagonisten zurückzuführen ist, und zwar auf Längsfasern, welche den die Verkürzung besorgenden Querfasern, bei angesaugtem Vorderende, entgegenwirken. Dass bei Schnecken für



bei der alten Auffassung stehen bleiben. Und die ist kurz folgende. Das in der Brandung angesaugte Tier sucht vorwärts zu kommen, ohne sich von der Unterlage lösen zu dürfen. Das geschieht bloß durch Verlängerung von Längsfasern zunächst am vorderen Sohlenrande, da alle übrigen zum Saugen gebraucht werden. Diese Extension ist höchst ungünstig für den Erfolg, da nur eine geringe Componente zur wirklichen Verlängerung frei wird. Wie bei der contraktilen Faser dient der gerade in Aktion befindliche gerinnende Teil zur Bildung eines geschwollenen Bauches, einer spindelförmigen Verdickung, welche eine feste Querwand in der Faser darstellt. Da zu gleicher Zeit immer nur eine bestimmte Masse gerinnen kann, die eben durch die Querwand repräsentirt wird, so löst sich hinten eben so viel auf, als vorn neu in die Gerinnung einbezogen wird, bei fortschreitendem Nervenreiz. Mit dieser Gerinnung ist eine Expansion verbunden (die Ursache auch des Bauches), und diese übertrifft die in der spindelförmigen Anschwellung gegebene Verbreiterung; dieser Überschuss muss auf das freie vordere Faserende verlängernd wirken. Dass bei den gewöhnlichen Muskelfasern Contraction statt Extension eintritt, hat in der viel schnelleren Reizleitung seine Ursache. Diese bezieht in derselben Zeiteinheit eine größere Strecke in die Gerinnung ein, daher der Bauch, bei geometrisch sich ähnlicher Form, viel dicker ausfällt. Je kleiner, resp. je kürzer er wird, in je mehr Einzelbäuche sich die Faser zerlegt, desto größer wird die Extensionscomponente. Die Differenz der Nervenreizleitung ist aber enorm, denn sie beträgt bei Wirbeltieren (ca. 30 ^{m} in der Sec.) in der Secunde etwa so viel Meter, als bei einer Schnecke in einer Minute Centimeter, wie man durch Messung der Wellengeschwindigkeit auf der Sohle leicht finden kann. Die Annahme, die hierbei gemacht wird, ist hauptsächlich die Constanz des Sarcolems und daraus folgend die bestimmte Form der spindelförmigen Anschwellung*), und diese stützt sich auf das, was wir an allen Muskeln bei der normalen Contraktion sehen. Alle übrigen Theorien, die Streitfrage, ob die isotrope oder anisotrope Substanz das eigentlich wirksame, kommt hierbei gar nicht in Betracht. Ein wesentlicher Punkt aber wird durch meine Annahme, wie mir scheint, aufs beste mit erklärt, die gesetzmäßige Langsamkeit der Schnecken nämlich. Sobald der Nervenreiz beschleunigt fortschreitet und in Folge dessen die gleichzeitige Gerinnung eine längere Faserstrecke auf einmal ergreift, wird die Spindel, bei geometrischer Ähnlichkeit der Form, entsprechend dicker, das größere Volum nimmt

---

das Kriechen nur die Längsfasern in Betracht kommen, ist schon seit langer Zeit, von den Franzosen, erkannt worden. Die Querfasern schließen sich am sichersten aus durch den Versuch, eine Gehäuseschnecke belastet kriechen zu lassen, wobei die Sohle sich außerordentlich verbreitert, die Wellen aber nach wie vor ihre ganze Breite einnehmen. Antagonisten für die abwechselnde Verkürzung und Streckung, wie beim Spannen, fehlen also.

*) Das jüngste Buch, das eine allgemeine Muskeltheorie auf physikalischer Grundlage aufbaut, geht von derselben Grundannahme aus, die ich ein Jahrzehnt früher für die Schnecken aufgestellt hatte, für mich eine angenehme Beruhigung (388).

von der Expansion einen größeren Anteil weg, und die verlängernde Componente wird kleiner. Daher die merkwürdige Erscheinung, dass die Schnecke, zu je schnellerer Bewegung sie sich anschickt, um so weniger ihren Zweck erreicht. Überhastung bewirkt Verlangsamung.

Soweit die Muskulatur. Mit ihr zusammen wirkt das Blut, um die Sohle zu schwellen, ein Faktor, der bei den verschiedenen Gruppen wechselnden Anteil nimmt.

Wenn die Schnecke auf rauher Fläche, an einem Grashalm kriecht, wird das Anschmiegen durch die übrigen reichen Muskelbündel bewirkt, ähnlich wie in unserer Zunge.

Auf dieser Grundlage, die im Wasser gewonnen wurde, vollzieht sich die Landanpassung, mit der durch das absolute Körpergewicht erschwerten Bewegung.

Soweit ich bis jetzt sehe, ist das neue Hindernis, das größte, was die Natur bereitete, auf mindestens viererlei verschiedene Weise überwunden, ein Reichtum von Mechanik, der die Hebel der Gliedertiere, die freilich viel wirksamer sind, weit hinter sich lässt. In diesem Sinne erscheinen die Schnecken, die von jeher an der Auswanderung unausgesetzt sich beteiligt haben und noch beteiligen (gegenüber der mehr sprungweisen Erzeugung der übrigen Landtiere, die vielmehr geschlossene Typen oder wenigstens Klassen darstellen) ganz besonders thätig. Nur verbirgt sich der Reichtum unter dem Mangel der Metamerie.

Da die gleitende Reibung von der Last so gut wie von der Beschaffenheit der an einander hinbewegten Flächen abhängt, so würde bei den Schnecken die Geschwindigkeit wesentlich wechseln müssen, sobald sie von einem Substrat auf das andere, von einem Stein auf eine Pflanze übergingen. Das wird ausgeglichen durch die auf verschiedener morphologischer Grundlage am Vorderende der Sohle ausgebildete Fußdrüse, die unausgesetzt Schleim entleert bei der Bewegung. In Folge dessen berühren sich nicht mehr Unterlage und Sohle, sondern Sohle und Schleim, die Geschwindigkeit wird von der Bodenbeschaffenheit unabhängig.

Zwei der Neuanpassungen kommen nun auf die Pulmonaten, zwei auf die Neurobranchien.

a. Bei dem Gros der Lungenschnecken wird die Kraft der Sohle dadurch erhöht, dass sich die bei den Wasserschnecken unregelmäßig über die Sohle ziehenden, einem wogenden Ährenfelde vergleichbaren Wellen in bestimmte Querlinien ordnen, deren immer gleichzeitig gleich viele über die Sohle weghuschen. Der Vorteil liegt nicht bloß in der Arbeitsteilung überhaupt, sondern erklärt sich noch viel mehr durch die Umbiegung der Längsfasern an ihrem Vorderende schräg nach unten. Diese Umbiegung ist überhaupt die Ursache dafür, dass die Wellen erhaben aus der Sohlenfläche heraustreten, bei einer frei gehaltenen Schnecke. So treffen sie schräg auf die Unterlage und zerlegen sich in eine doppelte Componente, die eine senkrecht zur Fläche, die Druck-, die andere parallel zu ihr, die Bewegungscom-

ponente. Dadurch nun, dass bei der Ordnung der Wellen in bestimmte Querbänder der Druck immer nur an einzelnen Linien fortschreitet, während die übrigen weniger fest gedrückt werden, nähert sich die gleitende Reibung einigermaßen der viel vorteilhafteren rollenden; denn die Vorderränder der Querleisten schreiten über den Boden fort, wie sich der Reifen eines Rades auf ihm abwickelt.

Die genauere Verfolgung dieser Bildung zeigt wiederum zwei Wege. Bei den Vitriniden, Limaciden etc. fand zunächst eine Arbeitsteilung in der Sohle statt, indem nur das durch zwei Längsrinnen geschiedene Mittelfeld die Locomotion übernahm; es wurde pigmentfrei und widmete sich allein der einen Aufgabe. Erst nachdem diese völlig beherrscht war, verwischten sich die Rinnen wieder, und auch die Muskulatur der Seitenfelder wurde in den gleichen Dienst einbezogen; so verschwinden die Rinnen der jungen Testacellen noch jetzt während des Lebens, die alten zeigen keine Spur mehr. Es ist sehr schwer auszumachen, ob viele von den nach der Anatomie an die Vitrinen sich anschließenden Formen, Heliciden, *Buliminus* etc., jemals eine längsgeteilte Sohle besessen haben. Bis jetzt sind keine Hinweise, etwa aus der Ontogenie, bekannt geworden.



Fig. 189. *Limax maximus*, am Glase kriechend, von unten. (Original.)

Umgekehrt zeigen die gestrecktschaligen engmündigen durchweg keine Spur einer Teilung, bei keiner der Gattungen, die vermutlich zu ihnen gehören. Es wird anzunehmen sein, dass dieser Stamm die Sohle gar nicht gegliedert, sondern die Querwellen gleich über die ganze Sohle erworben hat.

Vielleicht hängt damit zusammen, dass die Intensität ihrer Wellen auch der der Limaciden nicht gleichkommt, so wenig als die Zahl.

Diese letztere ist höchst bemerkenswert. Ein Käfer, mag er noch so klein oder groß sein, er hat stets die gleiche Anzahl von Beinpaaren, die in derselben Weise gegliedert sind. Ganz anders die Wellen der Schnecken. Sie sind durchweg spärlicher bei kleinen Formen als bei großen, junge haben weniger als erwachsene, wenn auch nur eine oder zwei. Trotzdem erklärt es sich nicht so, als ob für jede Welle etwa ein absolutes Maß feststände, die Zahl schwankt etwa von 1 bis 12; und wenn eine so kleine Form wie eine *Clausilia* vielleicht zwei

erkennen lässt, so kommt auf *Limax maximus* etwa die größte Menge; er übertrifft aber eine *Clausilia* an Sohlenlänge um das 20 bis 30fache. Wir sehen also, dass hier noch ein anderes mechanisches oder histologisches Moment hinzutritt, und das ist vielleicht die Proportion der Gewebselemente, Muskel- und Nervenfasern; so wenig wir noch davon wissen, so steht doch wohl fest, dass sie ceteris paribus weniger abnehmen, als die Körpergröße. Der Punkt, der hier nur betont werden sollte, ist die Genügsamkeit kleiner Schnecken in Bezug auf die Anzahl ihrer locomotorischen Wellen. *Zonitoides nitidus* z. B. lässt nur einen einzigen verschwommenen Schatten von hinten nach vorn über seine Sohle gleiten.

Eine der merkwürdigsten Beziehungen, welche das locomotorische Wellenspiel bietet, darf schließlich nicht übergangen werden, die nämlich zu den Nerven. Dieser Mechanismus hält in gewisser Weise die Mitte zwischen der unwillkürlichen und willkürlichen Muskulatur und der ihm eingelagerte Nervenapparat zwischen dem willkürlichen Nervensysteme und den Sympathicus. Die Wellen gleiten so gleichmäßig dahin, als unser Herz schlägt. Eine gelegentliche Beschleunigung auf stärkeren Reiz findet ihre Parallele in den Unregelmäßigkeiten des Herzschlages, welche sie kaum erreicht. Die Wellen ziehen stets gleichmäßig von hinten nach vorn, und bewirken allein die Verlängerung der Sohle, alle Bewegungen werden den übrigen willkürlichen Muskelfasern derselben überlassen. Der Unterschied, welcher die Mittelstellung charakterisiert, ist bloß der, dass Anfang und Ende des Wellenspieles vom Schlundring aus willkürlich bestimmt wird, als wenn wir unser Herz nur zeitweilig schlagen lassen könnten. Auch braucht nicht immer die locomotorische Thätigkeit in der ganzen Länge der Sohle ausgelöst zu werden, sondern sie kann sich auf einen Teil beschränken, niemals aber so, dass irgend ein hinterer Abschnitt in Bewegung gesetzt werden könnte, wenn nicht alle davor gelegenen in Aktion wären. Die Auslösung beginnt stets von vorn. Und das ist leicht verständlich aus dem Nervensystem. Die Nerven, welche den Impuls geben, strahlen paarig von den Pedalganglien in die Sohle aus, so dass die vordersten die kürzesten sind und den Reiz zuerst übertragen. Innerhalb der Sohle bildet sich durch Faseraustausch ein strickleiterförmiges Nervensystem aus, dessen netzförmigen Verbindungsmaschen vielfach kleine Ganglienknoten eingelagert sind, eben die, welche das Wellenspiel im Gang halten. Durch einen besonderen Versuch gelingt es auch, die Ursprungsstellen der einzelnen Wellen sichtbar zu machen, natürlich ebensoviele, als während des Gleitens über die Sohle hinhuschen. Durch starke Belastung, indem man einer Weinbergschnecke das etwa 4 bis 5fache Gewicht mit Wachs an die Schale befestigt, macht man ihr das Aufsteigen am senkrechten Glase außerordentlich schwer, ja man nähert sich dem Grenzwerte, bei dem sie von der Last herabgezogen wird. Die geringste Erschütterung zwingt jetzt die Schnecke zu einem neuen energischen Impuls auf ihr locomotorisches System, um das Herabfallen zu vermeiden. Da treten

denn plötzlich, so wie man z. B. das Glas auf den Tisch stößt, zwischen den beweglichen Wellen stabile auf, die fest stehen bleiben, bis die ersteren über sie hinwegziehen und sie gewissermaßen mitnehmen; nach dem Vorbeigleiten der zweiten beweglichen Welle ist gewöhnlich jede stabile vollständig verklungen. Natürlich bedeuten die stabilen Wellen die Ursprungsstellen der locomotorischen, da wo der Nervenreiz eintritt. Interessant ist es dabei zu beobachten, dass beim Auftreten der stabilen Wellen die locomotorischen plötzlich schmaler werden, ungefähr um den Betrag jener, ein Beweis, dass in derselben Faserstrecke in derselben Zeiteinheit immer nur die gleiche Menge thätiger Substanz zur Gerinnung gebracht werden kann.

b. Den Stylommatophoren ähneln die Vaginuliden in ihrer Bewegung, zugleich aber haben sie merkwürdige Verschiedenheiten. In der Sohle dieser tropischen Nacktschnecken vollzieht sich zunächst dasselbe Wellenspiel, wie bei unseren Pulmonaten. Nur liegt die größte Intensität der locomotorischen Wellen nicht vorn, sondern gegen das Hinterende. Das hängt höchstwahrscheinlich mit dem Verlauf der Arteria pedalis zusammen, welche vorn zwar Äste in die Sohle hinabgiebt, gegen das Hinterende aber direkt unter sehr spitzem Winkel sich in dieselbe einsenkt. Die Anzahl der Wellen mag etwas höher sein, als bei unseren großen Nacktschnecken, zwanzig nämlich und mehr. Ungleich höher aber ist die Zahl der Querrinnen, welche über die Sohle ziehen und mit einem höchst merkwürdigen Schwellsystem zusammenhängen. Die Sohle ist nämlich durch Riefen, deren bis über zehn auf 1 mm gehen, in lauter Querwälle geschieden, fein gerillt. Jede dieser feinen Querleisten aber ist ein besonderer Schwellapparat, wie man an der Verteilung der Blutsinus wahrnimmt. An jeder Seite der Sohle, etwas vom Epithel entfernt, über ihrer Seitenwand, verläuft ein Längsgefäßstamm, welcher in kurzen Zwischenräumen nach der Mitte und unten zu Äste abgiebt. Zwischen je zwei solchen Ästen ist der Hauptstamm von einem starken Sphincter umgeben, der beim Alkoholtode das Lumen fast bis zum Verschwinden verengert. Der Stamm hat also ein rosenkranzartiges Gefüge, so dass die Sohle ein Schwellorgan wird und jede Querleiste oder Soleola ein besonderes. Das Schwellgewebe dringt bei den Soleolis an der Hinterseite ein; die vordere ist mehr mit Muskeln ausgefüllt, so zwar, dass die Muskulatur nach Wegnahme des lockeren Schwellgewebes eine ebensolche gerillte Oberfläche zeigen würde, wie die Sohle von unten. Die Hauptmuskelfasern ziehen schräg nach unten und vorn in jede Soleola hinein, zum Epithel, zwischen dem sich an der Vorderseite einzellige Schleimdrüsen entleeren, welche sich zu jeder Soleola mithin ähnlich

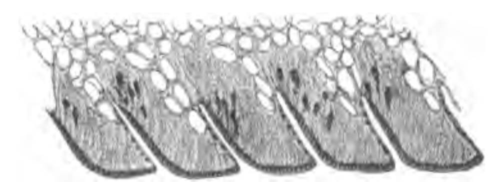


Fig. 190. Längsschnitt durch eine Vaginulasohle, vergr. 40 : 1. Links ist vorn. (Original.)

verhalten wie die Fußdrüse zur ganzen Sohle. Es ist bis jetzt kaum zu sagen, was diese merkwürdige Zerklüftung der Sohle bezweckt, zumal im Übrigen das locomotorische Spiel dem der gemeinen Pulmonaten so ähnlich ist. Jedenfalls liegt ein origineller Apparat vor. Der Sonderstellung dieser Anpassung entspricht neben der Beschaffenheit der Augenträger die Merkwürdigkeit der unteren oder vorderen Fühler, dass sie eine complicierte Drüse bergen, die selbst hinter der Niere nicht an feiner Gliederung zurücksteht. Sie befeuchtet einen nervenreichen Epithelzapfen, der fortwährend beim Kriechen aus- und eingestülpt wird. *Atopos*, der außerdem ein Testacellengebiss hat, trägt gar vorn zu jeder Seite des Mundes eine noch viel auffallendere Drüse, mit einem langen vielfach geschlängelten Ausführweg und völlig unbekannter Bedeutung. Dass diese Gattung in Bezug auf ihre Anatomie den ursprünglicheren Zustand darstellt, ist früher bemerkt (s. S. 85 Anm.). *Vaginula* leitet sich aus ihr dadurch ab, dass die Lungen-, After- und Nierenkloake an das Hinterende verlagert werden. Lässt man auch die weibliche Genitalöffnung, die sowieso keine durchaus constante Lage innehält, an dieses Ende rücken, dann hat man die anatomischen Verhältnisse der Onchidien, die außerdem Sonderbildungen genug zeigen. Immerhin werden sie durch diese Beziehungen zu Rückwanderern gestempelt. Und es ist kein Zufall, dass gewisse Ähnlichkeiten zwischen einer *Vaginula* (*tuberculosa*) und einer Onchidiengruppe gerade auf eine solche Form der letzteren hinweisen, welche am höchsten in der Strandzone lebt, auf den Wurzeln der Mangroven nämlich. Dieselben Onchidien haben aber noch ähnliche Soleolae wie die *Vaginulae*, während die in tieferen Etagen lebenden eine grob blasig geschwellte Sohlenfläche zeigen. Genaueres von der Bewegung ist leider noch nicht bekannt, als die starke Schwellung bei *Onchidium celticum* zu Beginn des Marsches (386). Dass endlich die Larven der Onchidien im Meere schwimmen, beweist wohl, dass die Vorfahren schwerlich weit ins Land gegangen waren, als die Rückanpassung an die Litoralzone sich vollzog.

c. Von den ausgewanderten Vorderkiemern haben die Cyclostomaarten bekanntlich eine besondere Form der Bewegung. Die Wellen bleiben unregelmäßig wie bei den Wasserschnecken. Dafür tritt eine andere Art Arbeitsteilung ein. Sie knüpft an die Sohle etwa der Purpuriden an (Fig. 191). Hier wird die Verlängerung der Muskulatur durch Blutschwellung energisch unterstützt, und zwar scheint das Blut nicht für die ganze Sohle auf einmal zu reichen, es wird vielmehr durch verschiedene Muskelpressen oberhalb der Sohle, die man beim *Cyclostoma* nachweisen kann, abwechselnd der einen und dann der anderen Längshälfte zugeführt; beide verlängern sich abwechselnd und veranlassen eine Schleimspur, die sich aus zwei sich berührenden Reihen sichelförmiger Eindrücke zusammensetzt. Möglicherweise sind jene alten Reste, die man als petrificierte Anneliden ansah, wenigstens zum Teil auf solche Spuren zurückzuführen. Beim *Cyclostoma* nun sind beide Sohlenhälften durch eine tiefe mittlere Rinne geschieden; die Schwellung

und Verlängerung findet ebenso abwechselnd statt, aber die Verlängerung vollzieht sich, die Reibung vermeidend, meist wenigstens nicht am Boden, sondern in der Luft, die Hälfte, welche gerade daran ist an der Bewegung, wird in die Höhe gehoben, in der Luft vorn verlängert, wieder niedergesetzt und nun durch Blutzufluss noch weiter ausgedehnt; die andere erhebt sich inzwischen und so geht es weiter. Die Mundscheibe an der rüsselförmigen Schnauze hilft häufig durch Ansaugen und Vorwärtsziehen als ein drittes Bein noch mit. Um auch die gegenseitige Reibung der aneinander vorbeigleitenden Sohlenhälften möglichst auszugleichen, ist die trennende Rinne mit reichlichen Drüsen ausgekleidet.

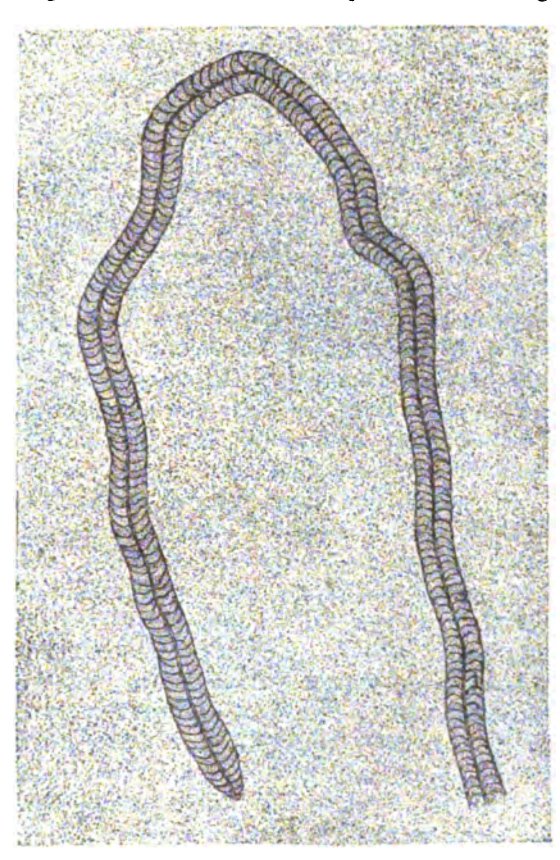


Fig. 191. Fährte von *Purpura lapillus*. (Aus NEUMAYR.)

d. Unser kleiner *Pomatias* hat wieder eine andere Bewegungsart, deren Mechanismus aber noch unklar ist. Fest steht wenigstens, dass die Sohle der Unterlage glatt anliegt beim Vorwärtsgleiten. Man sieht aber eine deutliche Blutwelle nicht nach Art der geordneten Muskelwellen der Pulmonaten von hinten nach vorn, sondern in umgekehrter Richtung durch die Sohle hinziehen, gewissermaßen als wenn sie vorn beständig Blut einschluckte und es nach hinten hindurch triebe, um so durch Druck auf das Schwanzende eine vordere Verlängerung zu bewirken, ein ähnliches Princip wie beim Trichter der Cephalopoden, nur dass der Flüssigkeitsstoß und Gegenstoß im Innern sich abspielt.

Wahrscheinlich wird weiteres Studium der verschiedenen Landprosobranchien noch manche Sonderanpassung aufdecken; jetzt schon haben wir einen auffallenden Reichtum verschiedener Bewegungsarten. Und es ist wohl anzunehmen, dass Litorinen und Cerithien, die so viel außerhalb des Wassers sich aufhalten, nur deshalb noch nicht zu reinen

Landtieren geworden sind, weil sie noch nicht gelernt haben, die ganze Last des Körpers durch irgend welche Steigerung ihres locomotorischen Mechanismus dauernd zu fördern.

Die Basommatophoren.

Die Süßwasserpulmonaten, Auriculaceen und Limnäen, haben ungefähr die topographischen Lagebeziehungen zwischen Lunge und Niere, wie die einfacheren Stylommatophoren. Schon das weist darauf hin, dass beide zusammengehören und dass die Auffassung, welche die Lungenhöhle der potamophilen von einer Kiemenhöhle ableitet und sie als Branchiopneusten bezeichnet, schwerlich Berechtigung hat. In der That würde es auffallen, wenn sie, aus dem Meere direkt in das Süßwasser eingewandert, mit ihren Ahnen, den Steganobranchien, alle Verbindung abgeschnitten hätten. Sie stehen ja so isoliert, namentlich die am besten bekannten Limnäaceen, dass eine Anknüpfung ebenso gut bei den Landpulmonaten gesucht werden könnte. Der Kaumagen, die Trennung der Geschlechtsöffnungen und das Lacaze'sche Organ bringen sie den Hinterkiemern, bei denen das entsprechende Sinneswerkzeug längst durch Leuckart und Gegenbaur constatiert war, zwar näher, doch nicht so, dass nicht die Kluft fast ebenso weit wäre; die einfache Entwickelung ihrer Embryonen ohne Segel und Schwanzblase deutet am besten ihre Sonderstellung an.

Die wesentliche Frage ist nun diese: Ist die Lunge auf dem Lande erworben oder im Wasser? Dass letzteres möglich, zeigen die Ampullarien, welche die Lunge als Appendix der Kiemenhöhle ausgebildet haben. Auch die Siphonarien sind vermutlich so zu beurteilen, jene Seestrandbewohner mit Lunge und Kieme, von denen wir aber noch wenig genug wissen. Für die Basommatophoren, welche tiefe Binnengewässer so gut bewohnen wie flache, wäre eine Kieme jedenfalls sehr vorteilhaft, und in der That finden wir, dass sie in hohem Grade den Sauerstoff dem Wasser unmittelbar zu entnehmen gelernt haben, aber nur durch secundäre Erwerbung. Der eine Fall der *Limnaea abyssicola*, welche ihre Lungenhöhle mit Wasser füllt, steht so vereinzelt, trotz dem großen Nutzen, der dem Tiere daraus erwächst, dass solche Erwerbung außerordentlich erschwert zu sein scheint. Vielmehr sind es die verschiedensten Körperstellen, die sich der Hautatmung angepasst haben, bald im Zusammenhange mit der Atemöffnung, bald ganz von ihr unabhängig.

Da finden wir nach den sehr verschiedenen Gattungen, die ebensoviele alte Stämme repräsentieren mögen, ganz verschiedene Hautstellen, welche zur Atmung besonders befähigt erscheinen. Die Limnäen mit ihren breiten, etwa gleichseitig dreieckigen Fühlern haben diese förmlich zu Kiemen umgebildet; am Außen- und Innenrande, bei der großen *L. auricularis* am schönsten sichtbar, läuft ein Gefäß entlang, und beide senden einander fein verästelte Blutgefäße in Menge zu; das eine wird

als Vene, das andere als Arterie aufzufassen sein. In der That hielt Pauly eine *Limnaea*, welche die Lunge voll Luft hatte, neunzig Tage unter Wasser, wobei nur Hautrespiration statthaben konnte. Die lockere Mantelhaut der *Amphipeplea*, welche die Schale ganz einhüllt, scheint zur Atmung prädestiniert. Bei den Gattungen mit fadenförmigen Fühlern, den Planorben und Physen, treten andere Verhältnisse ein. Die Planorben, namentlich die großen Arten, bringen die Wasseratmung mit der Lungenhöhle in Zusammenhang. Ich beschrieb früher bei *Planorbis corneus*

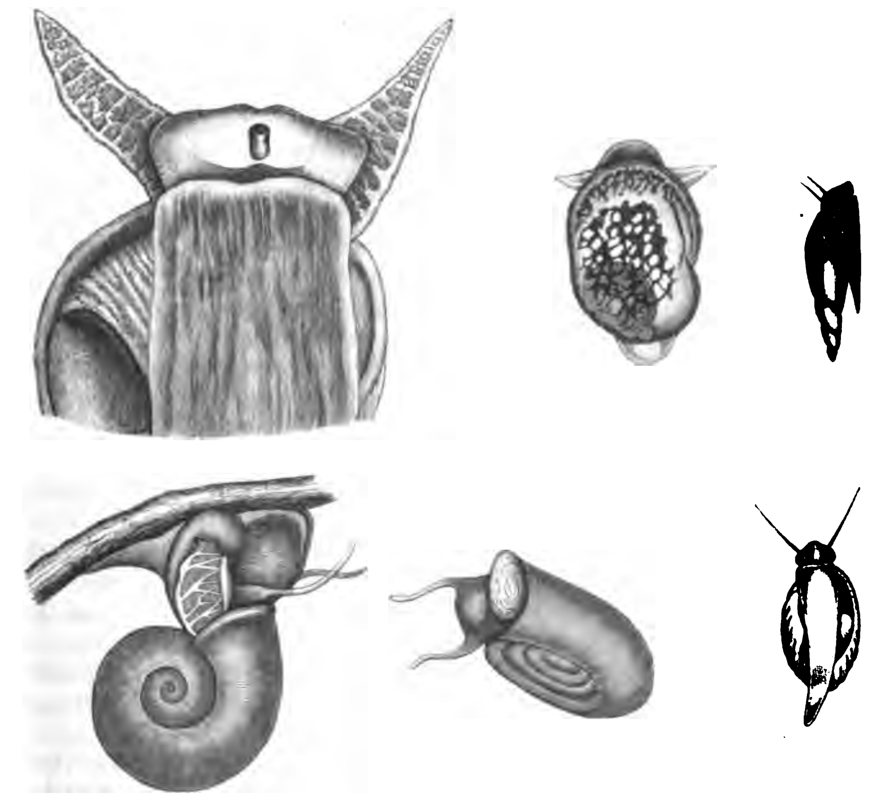


Fig. 192. Einheimische Basommatophoren.
Vorderende von *Limnaea stagnalis*, an der Oberfläche schwimmend, daneben *Amphipeplea glutinosa*, daneben *Aplexa hypnorum*, darunter *Physa fontinalis*. Unten *Planorbis corneus*, links unter Wasser mit dem Kiemenanhang, rechts an der Oberfläche, durch die rechte Hälfte der Lungenöffnung Luft einnehmend. (Original.)

und *marginatus* die unvollständige Teilung des Atemlochs in zwei gesonderte Öffnungen, denen eine ähnliche Trennung des inneren Hohlraums entspricht. Neuerdings hat Behme für *Pl. marginatus* das Gleiche constatiert (241). Sie vollzieht sich durch vorspringende Leisten. Die größere findet sich am Boden der Lungenhöhle, die kleinere an der Decke. Beide passen aufeinander. Der so begrenzte hintere Raum führt weniger tief ins Innere, als der vordere, oder die eigentliche Lungenhöhle. Ich

glaube den hinteren als Kiemenhöhle in Anspruch nehmen zu müssen, wenngleich es schwer ist, seine Füllung mit Wasser zu erweisen. Wohl aber ist seine Öffnung mit einem ohrförmigen Anhang versehen, der zweifellos als Kieme fungiert. Wenn man das Tier durch ein Drahtnetz von der Oberfläche des Wassers abschließt, wird er durch Blutzufluss mächtig geschwellt und erweitert, und man sieht die Gefäße durchschimmern. Sehr bemerkenswert ist, dass die kleinen Arten, deren enorme bis weit hinter in das Gehäuse reichende Lungenhöhle durch die Schale hindurch sich erkennen lässt, der Kiemeneinrichtung entbehren. Die Physen haben andererseits ihre bekannten fingerförmigen Mantelfortsätze entwickelt. Am interessantesten aber erscheint es, dass sie den Physen unserer Torfmoore, die man als *Aplexa* abscheidet, fehlen. Diese *Physa hypnorum* ist am wenigsten an die Wasseratmung angepasst, sie ist gezwungen, alle paar Minuten an die Oberfläche emporzutauchen und Luft zu holen, ein bekanntes Manöver. Damit verrät sie sich am besten als ein amphibisches, halbes Landtier, das erst nachträglich ins Wasser ging, indem es, in hohem Maße hygrophil, sich an die Moose hielt und mit diesen erst secundär Sumpfbewohner wurde. Dem entspricht das früher angeführte Vorkommen von *Lantzia* auf den Bergen von Réunion »im Moos«. Dass *Ancylus* gern in der freien Luft am Felsen sitzt, der vom Wasserfall nur noch Spritzwasser erhält, hat Leydig beschrieben. Ehrmann fügt hinzu, dass er von Zeit zu Zeit die angedrückte Schale ein wenig lüftet.

Andere Züge, die auf früheres Landleben hindeuten, sind die weißen Epiphragmen, mit denen die kleineren Planorbisarten ihre Schalen schließen, wenn das Wasser vertrocknet.

Dieselbe Gattung hat aber noch besonders eine Eigentümlichkeit, die vermutlich nicht im Wasser, sondern auf feuchtem Boden erworben wurde, das rote, hämoglobinhaltige Blut, das allen ihren Arten, und nur ihnen, zukommt.

Die Chilinen stehen etwas abseits mit ihrer zierlichen Schalenzeichnung, und sind anatomisch und biologisch zu wenig bekannt, als dass sie ein Urteil zuließen.

Von der Anatomie deuten vielleicht die Liebespfeile der kleinen Planorbisarten (den großen fehlen sie) und das engere Zusammenrücken der Geschlechtsöffnungen auf eine nähere Verwandtschaft mit Landpulmonaten, als die besser untersuchten großen Arten bisher vermuten ließen (247).

Eins ferner ist sehr auffällig, der Reichtum von Arten innerhalb der Gattungen, der Mangel aber von Verbindungsgliedern, trotz der relativ geringen inneren Verschiedenheiten. Das Wasser vermag sehr wohl die Schale der Limnäen zu modeln, so dass sie dem fließenden in zusammengedrücktem Gewinde nur einen kurzen Hebelarm bieten, im stehenden dagegen sich lang strecken; und der *Planorbis multiformis* von Steinheim ist ein klassisches Beispiel. Warum aber haben sich keine Übergänge erhalten? Die beste Antwort liefert die Hypothese,

dass solche Zwischenformen, so gut wie bei den Stylommatophoren, allerdings in alter Zeit genug vorhanden waren, als die Tiere noch auf dem Lande lebten, dass aber nur einzelne der weitverzweigten Gruppe sich an das Wasser rückanpassten und so der Vernichtung durch trocknere Perioden entgingen.

Freilich fehlt den Branchiopneusten durchweg die Fußdrüse, die Sohle ist mit kleinen, einzelligen Drüsen bedeckt, die für das Schwimmen ein Schleimband liefern als Floß, an dem sie gleiten. Doch kommt man über diese Schwierigkeit ohne weiteres hinweg eben durch die Zurückverlegung des Landlebens in sehr alte Zeiten oder doch auf durchaus feuchte Gebiete, auf welche die durchweg glatte Haut unmittelbar hinweist, so wie durch die bereits gegebenen Andeutungen, dass es lediglich kleine Arten sein konnten, welche die terrestrischen Ahnen darstellten. Bei diesen kleinen Arten ist aber auch die Sonderung in Wellen noch weniger erforderlich, wofür oben schon Beispiele unter den Stylommatophoren angeführt wurden (*Zonitoides* u. a.). Es entspricht dem Gesetze, dass das Körpergewicht im Cubus der linearen Zunahme wächst.

Und die kleinen Limnäen (*L. minuta*), die jetzt noch aufs feuchte Land gehen, erläutern es am besten.

Nach allem diesem haben wir vermutlich in den Branchiopneusten Reste einer uralten Landfauna vor uns, die einst, in reicheren, aber durchweg kleinen, höchstens mittelgroßen Formen, feuchte Gebiete bewohnte. Sie hatten noch keine Fußdrüse entwickelt und die locomotorischen Wellen noch nicht zu Querbändern gesondert. Wohl aber hatten sie alle eine gute Lunge erworben. Später, spätestens im Jura, wanderten sie vermutlich unter dem Einfluss des stärkeren Austrocknens ihrer Gebiete, ins Süßwasser ein, hielten sich ans Moos u. dergl. Erst im Wasser erhielten sie neuen Bildungsanstoß und zeugten größere Formen, die aber, da sie geräumigere Wasseransammlungen gebrauchten, um nicht immer an die Oberfläche kommen zu müssen, in verschiedener Weise ihre Haut zu secundären Kiemen umwandelten. Die Luft in der Lungenhöhle diente dann oft nur noch als Hydrostat. Mit der zunehmenden Größe und Umwandlung büßten sie die alten Erbteile des Landlebens ein, die wenigstens noch amphibiotische Lebensweise und die Fähigkeit, Kalkdeckel abzuscheiden. Einzelne sind in die Tiefe der Gewässer geraten, *Limnaea* in den Alpenseen, *Planorbis* im kaspischen Meere. Die kleinen haben am meisten ihre alten Merkmale gewahrt, am besten die, welche sich an die Moose, die geogenen, gehalten haben. — —

Ähnliches, wie von den Limnäaceen, gilt wahrscheinlich von den Auriculaceen. Ob sie zur Hautatmung veranlagt sind, wissen wir nicht. Aber die Neigung zur Rückwanderung bekunden sie, und zwar zur Rückwanderung ins Meer. Unser kleines *Carychium minimum*, eine wahre Landschnecke zwar, hält sich doch bei der trocknen Stubenluft im Aquarium nicht ungern in der obersten Wasserschicht auf und vermag auch am Schleimband zu schwimmen (419). *Otina otis* lebt an der Felsen-

küste Englands über der Wasserlinie, *Pedipes* ist früher erwähnt, ebenso *Melampus*, gelegentlich der Strandfauna. *Leuconia* hält sich an Stellen auf, die zur Flutzeit vom Meere bedeckt sind, *Marinula* hat sich schon völlig an den dauernden Aufenthalt im Salzwasser gewöhnt. Wenn die Larven von Auriculiden im Meere schwärmen, so deutet es wohl darauf hin, dass die Arten noch nicht weit landeinwärts gekommen waren, ähnlich wie bei den Onchidien.

Endlich sind auch hier, wiewohl sie systematisch nicht hergehören, die Succineen zu erwähnen, echte Stylommatophoren, wohl die jüngsten aller Rückwanderer unter den Schnecken. Eine *Helix*, die ins Wasser fällt, schwimmt zwar, da die Lungenluft das specifische Gewicht vermindert, aber sie vermag nicht den Fuß an der Oberfläche auszubreiten und muss umkommen, wenn sie nicht ein günstiger Zufall an einen festen Gegenstand antreibt. Eine *Succinea* weiß sich unter gleichen Umständen ganz wie eine *Limnaea* zu benehmen, und gleitet, auch freiwillig vom Ufer aus, an der Oberfläche weiter. Dabei aber hat sie geordnete Querwellen und eine Fußdrüse, und ihre kleine Verwandte mit engerer Mündung, die *Succ. oblonga*, lebt fern vom Wasser, ein guter Beleg für die obigen Ausführungen von der Vergrößerung der Tiere nach der Rückwanderung.

Einundzwanzigstes Capitel.

Die Wirbeltiere.

Es kann nicht Aufgabe dieses Versuches sein, die Abstammung der Vertebraten von Wirbellosen, Anneliden, Nemertinen, Enteropneusten*) hier zu discutieren. Nur soweit das Landleben als anregender oder bestimmender Faktor mitspielt, haben wir uns mit den Anfängen dieses höchsten Typus zu befassen. Von den Chordoniern im weiteren Sinn sind wohl die Tunicaten als rein marine Formen mit zurücktretender Querstreifung der Muskelfasern höchst wahrscheinlich geradezu auszuschließen.

*) Nach der Ausarbeitung dieses Versuchs erschienen gleichzeitig zwei Abhandlungen, die beide vom Bankerott der Anneliden-Vertebratenableitung ausgehen und neue Hypothesen vorbringen (389 und 390), wonach die Wirbeltiere entweder aus Spinnen, oder aus Krebsen entstanden sein sollen. Die Ideen laufen vielfach mit meinen zusammen, sogar noch mehr, wenn wir die Krebse aufs Land verweisen, wie oben geschehen. Ohne irgendwie mich auf eine Kritik der morphologischen Speculationen einzulassen, die häufig sehr gewagt erscheinen, begrüße ich doch den verwandten Ideengang, so weit er die Biologie anlangt, aufs Freudigste.



Anders vielleicht die Leptocardier und Cyclostomen, oder die Acranier und Monorrhinen, wie sie Haeckel nennt. Sie stehen im System so isoliert, dass weder für die progressive Herleitung von niederen noch durch die regressive von Gnathostomen aus bestimmte Anhaltspunkte vorliegen. Dass ich persönlich der letzteren Anschauung den Vorzug geben zu müssen glaube, wird sich aus dem Nachstehenden von selbst ergeben. Für die Cyclostomen kommt mir Götte's Auffassung äußerst gelegen, der sie zu den Amphibien stellt. »Bei der großen Verwandtschaft der Amphibien und Neunaugen gerade im Kiemensystem darf man in jenen, in den Pleuralraum hineinragenden Divertikeln des letzten Kiemenpaars wohl Rudimente von Lungen (oder vielleicht auch von homologen Schwimmblasen?) erkennen . . . . Ist aber nach allen angeführten Vergleichen zwischen jenen beiden Vertebratengruppen nicht schon jetzt die Frage gestattet, ob es nicht richtiger wäre, dieselben auch im System näher zusammenzustellen, als die Neunaugen noch immer einfach zu den Fischen zu rechnen?« (248).

Die Gnathostomen ihrerseits stehen, wenn man *Amphioxus* und die Rundmäuler nicht als Zwischenglieder gelten lässt, sondern zum mindesten als weit abweichende Seitensprossen, noch isolierter. Vielleicht findet der Sprung im System zum guten Teil seine Erklärung dadurch, dass wir es in ihnen anfänglich mit Landtieren zu thun haben. Solche Anpassung würde einer hypothetischen Stammgruppe zu energischer Umprägung verholfen haben. Natürlich stößt die Auffassung sämtlicher Gnathostomen als Landtiere auf die enorme Schwierigkeit, die das Wasserleben der Fische darbietet. Und doch lassen sich für meine Anschauung, dass auch diese ursprünglich terrestrischer Lebensweise huldigten, vielleicht stichhaltige Gründe beibringen. Dann würden wir die Wirbeltiere gliedern können in alte unvollkommene Landtiere oder Anamnia und in vollkommene oder Amnioten, oder wenn man unter den Anamnien, den Fischen und den Amphibien, die ersteren als eine früh ins Wasser rückgewanderte Gruppe ansieht und die Amphibien als die für das Land besser und dauernd ausgerüsteten, in Fische und Quadrupeden oder Tetrapoden. Falls es gelingen sollte, diese Auffassung durchzuführen, so würde sich, ähnlich wie bei den Gliedertieren, die Durchbildung der willkürlichen Muskulatur zur quergestreiften aus den Schwierigkeiten der terrestrischen Locomotion vortrefflich erklären.*) Doch sei es ferne, einer solchen biologischen Theorie zu liebe die Thatsachen gewaltsam auf den Kopf zu stellen. Und ich bin auf ganz anderem Wege zu dem allerdings auffallenden Resultat gekommen.

*) Vom Herzen abgesehen, hat unter den vegetativen Organen der Darm bei *Cobitis* zum Teil, bei *Tinca* in toto einen Beleg von quergestreifter Muskulatur (249). Hängt die Einrichtung mit Darmatmung zusammen? bei der Schmerle mit der jetzt noch häufig eintretenden, bei der Schleie mit einer früheren, jetzt aufgegebenen? Ihre Bevorzugung schlammiger Gewässer deutet vielleicht darauf hin. Dann würde es auf eine schnelle Entleerung des Speisebreies hinauslaufen, um Raum für die aufzunehmende Luft zu schaffen.

Die Fische.

So ungewohnt der Gedanke ist, dass die Vorfahren der Fische auf dem Lande gelebt haben möchten, wenn auch nur in den feuchtsumpfigsten Niederungen ältester Festländer, so sehr scheinen mir alle Thatsachen, mit einander combiniert, darauf hinzudrängen.

Es kann sich nur um die Palaeichthyes, die Dipnoer,*) Ganoiden und Selachier handeln. Die Dipnoer werden wohl noch jetzt als eine Gruppe von Mischformen, als ein Sammeltypus aufgefasst, bald als Fische, bald als Amphibien angesehen, »weil sie sich, wie Carl Vogt sagt, letzteren durch ihre Atem- und Kreislauforgane, den Fischen dagegen durch ihre Schuppen und den Bau ihrer Flossen anschließen. Sie zeigen zugleich eine sehr niedere Ausbildung ihres Knorpelskeletes, das aber die Anlagen zu jeder weiteren Fortentwickelung, nach welcher Richtung hin es auch sei, in sich schließt. Mir scheint es sehr wahrscheinlich, dass diese Doppelatmer einen Urstamm darstellen, von welchem aus einerseits die Knochenfische, andererseits die Amphibien nach verschiedenen Richtungen hin sich ausbildeten« (184).

Die Ganoiden, zu denen Günther die Lurchfische als eine Unterordnung, und zwar der Wurzel nahe, rechnet, sind niemals im Meere recht heimisch geworden, die heutigen leben zum großen Teil im Süßwasser, die Amiiden oder Kahlhechte und Lepidosteiden oder Knochenhechte in Nordamerika (Centralamerika und Cuba), die Polypteriden (*Polypterus*, der Flösselhecht, *Calamoichthys*) in Afrika, die Polyodonten (*Polyodon* und *Psephurus*) im Mississippi, Yantsekiang und Hoangho; nur die Acipenseriden oder echten Störe halten sich zum Teil im Meere, steigen aber zum Laichen in die Flüsse auf. Der Tiefsee fehlen die Schmelzschupper.

Die Selachier, die in der Tiefsee nur spärlich vertreten sind, lassen wir einstweilen bei Seite.

Die Beziehungen der Dipnoer zum Lande sind früher besprochen, auch *Polypterus*, dessen Schwimmblase am meisten noch einer Lunge gleicht (s. u.), hält sich zwar für gewöhnlich im oberen Nil in der Tiefe des Wassers, bei Trockenzeiten dagegen bleibt er in Lachen, gräbt sich schließlich in den Schlamm und hält Sommerschlaf.

Suchen wir die Anknüpfung bei den ältesten Fossilen!

Altsilurische Fische sind nicht erhalten; wir haben früher schon erwähnt, dass die uns überkommenen und jetzt aufgeschlossenen Ablagerungen Tiefseebildungen waren. Daraus ist doch wohl zu schließen, dass es unter der alten Fischfauna keine abyssischen gab. Und selbst

---

*) Es ist nicht uninteressant, dass der älteste, aber zuletzt entdeckte Dipnoer, *Ceratodus*, zuerst als Amphibium aufgefasst wurde (412). Ebenso stellte Fitzinger den Lepidosiren zuerst zu den Reptilien, von denen man damals die Amphibien noch nicht abgetrennt hatte, und Bischoff blieb nach genauer Untersuchung bei dieser Ansicht, während Hyrtl's und Owen's Autorität ihn unter die Fische verwies.



wenn noch welche entdeckt werden sollten, so würden sie zweifellos als sehr vereinzelt und selten dastehen. Vielmehr sind die ersten zum mindesten Bewohner des flachen Wassers, des Strandes gewesen.

Nun tritt aber im Devon, am reichsten im Old red sandstone, eine reichgegliederte Menge wunderlicher Panzerganoiden, Placodermen auf, die der Deutung große Schwierigkeiten entgegensetzen. Wir haben schon erwähnt, dass von Seiten vieler Geologen die Ablagerungen des Old red sich in Binnengewässern, grossen Seen, wohl noch mit Salzgehalt vollzogen (s. o.). Demnach sind die ältesten Fische, die wir kennen (wenn wir von schwer deutbaren einzelnen Knochenstacheln, Ichthyodoruliten u. dergl. absehen), in Binnengewässern entstanden; wenigstens würde man sich auf die Ansicht zahlreicher Geologen betreffs der Schichten, die sie führen, stützen können.

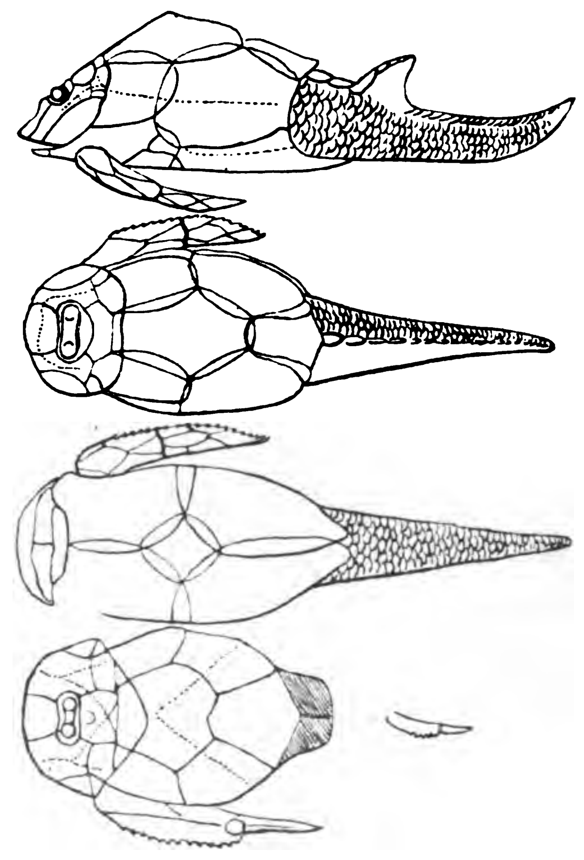


Fig. 193. *Pterichthys cornutus* von links, von oben und unten. Darunter *Bothriolepis hydrophilus* und die Extremität eines *Microbrachius Dickii*. (Nach Traquair.)

Von Binnengewässern ist es aber nur ein Schritt bis zum Lande; ja es ist wohl wahrscheinlicher, dass sich ein ganz neuer Typus relativ großer Geschöpfe nicht in Flüssen und Seen, die dem Meere gegenüber schwerlich besondere biologische Vorteile boten, gebildet habe, als dass er unter ganz neuen, anregenden Lebensbedingungen entstanden sei, d. h. auf dem Lande selbst.

Sehen wir uns jene Placodermen darauf an. *Pterichthys* ist das bestbekannte Beispiel! Auf einen kleinen Kopf, an dem die Augenhöhlen noch unsicher, folgt ein massiger, wie jener, mit derben Platten bepanzerter Rumpf, dazu ein Schwanz mit Schuppen, und mit einer Rückenflosse. Das Schwanzende ist aufwärts gekrümmt. Als Bewegungsorgane fungiert ein Paar Brustflossen, wie man sagt, Vorderextremitäten,

die sich in eine Art Ober- und Unterarm trennen, mit einer scharfen Trennungslinie zwischen beiden, einem Ellbogengelenk, an dem bei *Bothriolepis hydrophilus* ein kugeliger Gelenkkopf hervortritt. Ober- und Unterarm sind gleichfalls mit Platten geschient, und zwar mit gestreckten Mittelplatten, denen sich an beiden Seiten Randplatten anlagern (250).

Möglich, dass diese Extremitäten auch als Ruderorgane dienten, wie allgemein angenommen wird. Mir scheint das Ellbogengelenk dagegen zu sprechen. Das Merkmal einer Flosse wenigstens ist bei vorhandenem Skelet durchweg das Fehlen oder Zurücktreten dieses Gelenks. Wo Landwirbeltiere ins Meer zurückwandern, ist das Verschwimmen desselben der erste Schritt, der die Umwandlung zur Flosse einleitet (Wale, Ichthyosaurus, etc., s. u.), umgekehrt bildet sich etwas diesem Gelenk wenigstens ähnliches heraus, wenn Fische sich auf den Boden stützen, mögen sie, wie *Lophius*, am Grunde leben oder, wie *Periophthalmus*, am Land. Jedenfalls musste ein so vollständiger Querbruch, wie bei der Extremität der Placodermen, diese zum Ruderwerkzeug weniger geschickt machen als zum Stützorgan. Andererseits fehlt freilich jede Ausbreitung des distalen Endes zu einer Handfläche (die sich erst später in der Wirbeltierreihe entwickelt hat), ein Mangel, der für das Rudern vielleicht ebenso nachteilig war (wenn man etwa *Bothriolepis* ins Auge fasst), als für die Bewegung über harten, unebenen Boden. Man hat vielleicht allein an gleichmäßig sumpfige, mit dichtem Pflanzenpolster bedeckte Uferstrecken zu denken.

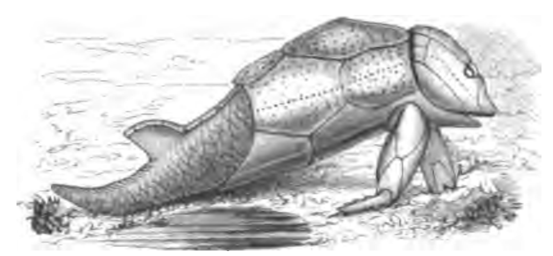


Fig. 194. *Pterichthys*, wie er sich bewegen mochte. (Original.)

Doch es sind noch verschiedene Gründe, die mir einer derartigen Auffassung das Wort zu reden scheinen. Die ältesten sicheren Landvertebraten, die wir kennen, die Stegocephalen (s. u.), hatten eine ganz ähnliche Körperbedeckung.

Denkt man sich aber die Placodermen etwa nach Art der Seehunde auf dem Ufer sich entlang bewegen, dann erklärt sich, bei noch weicher Chorda dorsalis, die Aufbiegung des Schwanzendes, die wir bei fast allen echten Fischen wiederfinden, von selbst, der hintere Stützpunkt fiel nicht in die Schwanzspitze, sondern ein Stück davor. Lange Gewohnheit hat die Aufbiegung des Wirbelsäulenendes allmählich befestigt, bei der Rückkehr zum reinen Wasserleben hat sich die Schwanzflosse, zunächst heterocerk, daran befestigt, indem sie einen vorteilhafteren Halt fand als ober- und unterhalb einer gerade gestreckten Wirbelsäule.

Wenn also Gliedmaßen und Schwanz des *Pterichthys* am besten aus terrestrischer Lebensweise sich ableiten, so deutet die Rückenflosse, klein

wie sie noch ist, darauf hin, dass das Tier allerdings auch schwamm, dass es eine amphibische Lebensweise führte, wobei es nicht ausgeschlossen ist, dass auch sie bereits durch eine Rückwanderung erworben wurde. Und somit scheint mir in diesen Urfischen die Brücke zu den Amphibien gegeben, wenn auch nur ganz im Allgemeinen.*)

Damit aber haben wir einen vortrefflichen Anhalt für die Beurtheilung der Genesis der Schwimmblase.

Man hat an sehr verschiedene Entstehung derselben gedacht. Eisig wies bei Anneliden mit Gas gefüllte Darmausstülpungen nach (252), von denen wir ein Beispiel abbilden; es lag nahe, eine Übertragung auf die Wirbeltiere anzunehmen. Indessen ist doch diese Einrichtung bei Borstenwürmern viel zu wenig allgemein und typisch; und der Weg, auf dem sich Vertebraten etwa von ihnen aus gebildet haben möchten, hat noch kein Forscher so detailliert zu bezeichnen gewagt, dass er an eine derartige aberrante Form anknüpfte. Bei solchen und ähnlichen Hypothesen kommt man, wie mir scheint, stets in das Dilemma, dass man die Schwimmblase der Lunge grundsätzlich gegenüberstellt, während Anatomie und Entwickelungsgeschichte das umgekehrte lehren. Der Dipnoer *Protopterus* hat eine echte, ventralwärts vom Darm gelegene Lunge, sogar mit einer Art von Kehlkopf, noch ohne Luftröhre allerdings, wie noch unter den Amphibien *Proteus* und *Menobranchus* (253). Die Schwimmblase des *Polypterus*, aus zwei verschieden großen Säcken bestehend, mündet durch einen unpaaren Raum ebenfalls in die ventrale

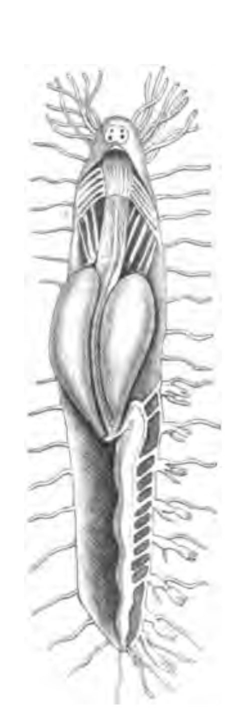


Fig. 195. *Hesione sicula*, vom Rücken geöffnet. Die Schwimmblasen künstlich mit Luft gefüllt. (Nach Eisig.)

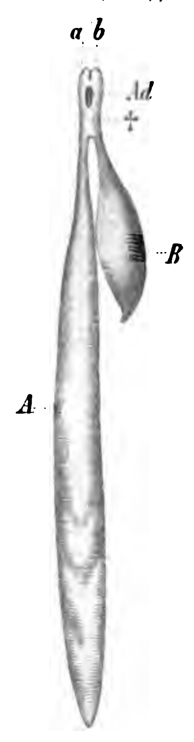


Fig. 196. Schwimmblase von *Polypterus*, von unten. *Ad* Eingang, † unpaarer Raum, *ab* Kopfwärts gerichtete Aussackungen. (Nach Wiedersheim.)

*) Eine Stütze erhält die Auffassung der Pterichthyiden als ältester Vertebraten durch Cope, welcher in der merkwürdigen Orbitalöffnnng das Homologon des Tunicatenmundes erblickt.

Circumferenz des Ösophagus. Bei Erythrinen entsteht die Schwimmblase gleichfalls nicht als eine dorsale, sondern nach der ventralen Seite gelegene Darmausstülpung. Bei den übrigen bildet sie sich, so weit bekannt, wohl immer gleich von Anfang an dorsal. Bei *Lepidosteus* ist sie ein unpaarer Sack mit starkem Trabekelsystem, lungenartig, um so mehr, wenn man bedenkt, dass auch die echte Lunge zunächst unpaar angelegt wird. Wer also die Blase als dorsales Organ der ventralen Lunge entgegenstellen will, kommt durch *Polypterus* und *Erythrinus* ins Gedränge, und es bleibt ihm die Schwierigkeit, für die rätselhafte Entstehung der Blase noch besondere Hypothesen suchen zu müssen. Anders wenn man Lunge und Schwimmblase schlechtweg homolog setzt, und die letztere aus der ersteren ableitet. Wenn die Vertebraten überhaupt von Formen abstammen, deren Darm durch Kiemenspalten mit der Außenwelt communiciert, wie beim *Balanoglossus*, der deshalb nicht der Vorfahr zu sein braucht, wenn also der Darm schon respiratorische Funktionen ausübte, so musste die Luftatmung einfach zu Darmausstülpungen führen, vorausgesetzt, dass sie sich dauernd auch während der Verdauung nötig macht, und nicht mit dieser ablöst, wie bei den Schmerlen. Die Luftatmung wurde aber nötig in Folge der Landanpassung. Und der breite Rumpf der Urfische oder Placodermen dürfte allerdings eine sehr geräumige Lunge enthalten haben.*)

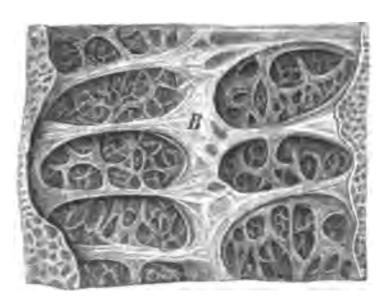


Fig. 197. Innenfläche der Schwimmblase von *Lepidosteus*. *B* fibröses Längsband. (Nach Wiedersheim.)

Das frühe Erscheinen der Placodermen, die doch wieder nur als Endglieder einer langen Reihe uns verloren gegangener, vermutlich terrestrischer Ahnen vorstellen, mag in eine Zeit fallen, für welche allerdings ein hoher Feuchtigkeitsgehalt der Luft noch die Regel war. Stärkeres Austrocknen mochte diese Formen scheiden in solche, die sich den neuen Verhältnissen des Landes weiter anpassten, die Amphibien, und solche, die mehr und mehr ins Wasser zurückwanderten, die Fische. Noch stehen die Dipnoer da als eine Gruppe, so zu sagen, zwischen beiden. Und da die Rückwanderung zum Teil wenigstens ins Süßwasser erfolgte, so hat sich bei den potamophilen Fischen, welche die Hauptmasse der Physostomen ausmachen, der Ductus pneumaticus am längsten erhalten, und ist bei ihnen allein auch die Beziehung zum Ohr eingegangen, die in der Kette eigentümlicher Knochen vorliegt, wodurch die Schwimmblase mit dem Gehörwerkzeug verbunden wird zu

*) Eine Andeutung, wie eine echte Lunge bei Kiemenerwerbung zur Schwimmblase werden kann, enthalten die perennibranchiaten Amphibien, die im Wasser bleibend, die Luft ihrer Lungen kaum noch regelmäßig erneuern, sondern sie bereits mehr als Schwimmblase gebrauchen (Semper).

besserer Schallleitung (Welse, Karpfen, Characinen, Gymnotinen). Es ist aber wohl nicht zufällig, dass eine Anzahl Siluroiden, wie wir früher sahen, ihre Schwimmblase noch als Lunge gebrauchen und noch jetzt ein halb terrestrisches Leben führen, indem sie Reisen über Land machen, wahrscheinlich eine alte Rückerinnerung. Solche Welse, zumal Loricaten, haben in der Panzerung ihres Kopfes und Leibes Zeugnisse sehr hohen Alters, und man braucht nur nach den Handbüchern der vergleichenden Anatomie, etwa nach Wiedersheim's Darstellung, die Entwickelung der Schädelknochen zu verfolgen, um zu sehen, dass sie an das Außenskelet der Ganoiden, z. B. *Polypterus*, anknüpft. Darin sind aber die Panzerwelse, wenigstens nach dem äußeren Augenschein, genau so gebildet, wenn man will, placodermenähnlich. So stehen also unter den Teleostiern die Physostomen des Süßwassers, speciell die Siluroiden, auf der altertümlichsten Stufe. Dasselbe gilt aber auch von anderen potamophilen Physostomen, und zwar von tropischen Characinen, von *Xiphostoma*, das den ganzen Kopf nackt gepanzert hat, und von den

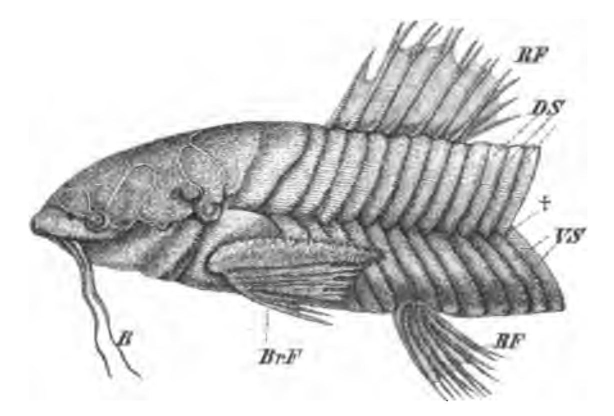


Fig. 198. Hautpanzer von *Callichthys*. *B* Barteln, *BrF* Brust-, *BF* Bauch-, *RF* Rückenflosse, *DS* und *VS* dorsale und ventrale Knochenschilder. (Nach Wiedersheim.)

Osteoglossiden, die den größten Süßwasserfisch einschließen. Ihr Kopf bleibt unbeschuppt mit Knochendecken. Es sind jene Fische, die in ihrer geographischen Verbreitung sich so eng an die Dipnoer anschließen, dass Günther noch einen der letzteren vermutet in Indien, weil ein Osteoglosside daselbst vorkommt.*) Vielleicht haben auch die Plectognathen mit ihren mannigfachen Beziehungen zum Süßwasser, in ihrer Hautpanzerung (*Ostracion* z. B.) noch nahe Verwandtschaft. Im übrigen gehen die Knochenfische sehr verschiedene Wege, die uns hier nicht weiter interessieren. Die Hauptsache bleibt, dass die Lunge, falls sie als Schwimmblase sich erhält, in erster Linie hydrostatischen Zwecken dient. Damit aber erklärt sich ihre Umlagerung nach der dorsalen

*) Sehr auffallend ist es sicherlich, dass gerade die im Meere vorwiegenden Acanthopterygier trotz der Neigung zu harten Decken keine freien Kopfkochen haben.

Seite von selbst. Es brauchte nur eine geringe Ungleichheit in beiden Seiten einzutreten, wie sie nicht selten ist (Schlangen, Säuger), verbunden mit einer Reduktion der inneren Kammerung, dann musste der hohe Unterschied des specifischen Gewichtes im Wasser den leichten Luftball mit Macht aufwärts treiben am Darm vorbei in die dorsale Lage bis unter die Wirbelsäule.

Vielleicht darf man an einen alten Rückschlag denken, wenn die Blase jetzt wieder, allerdings in anderer Richtung, respiratorischen Zwecken dient, auch ohne Luftgang, als ein Gasreservoir, das sich zum guten Teile mit Sauerstoff füllt, um so mehr, in je größerer Tiefe der Fisch lebt. Das Gas wird aus dem Blute, das in besonders dichten Gefäßnetzen die Wandung der Blase durchströmt, ausgeschieden; hat man sie doch durch Vermittelung des Blutes mit reinem Wasserstoff füllen können (373).

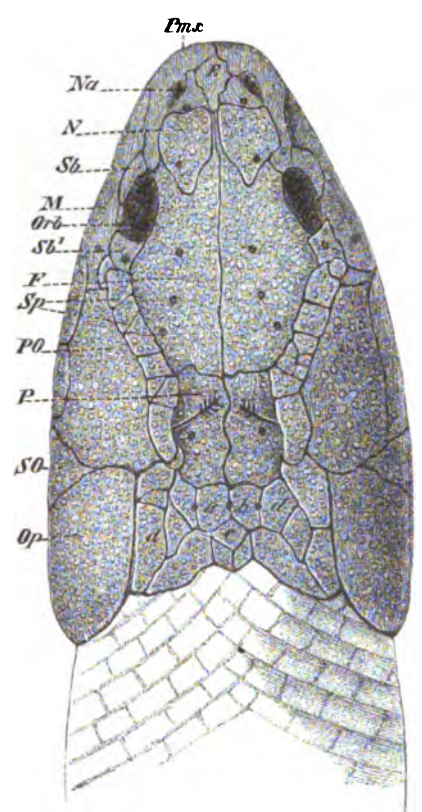


Fig. 199. Schädel von *Polypterus bichir*. *Pmx* Prämaxillare, *Na* Apertura nasalis externa, *N* Nasale, *Sb*, *Sb*¹ Suborbitalia, *Orb* Orbita, *M* Maxilla, *Sp* Spiracularia, *PO* Präoperculum (?), *SO* Suboperculum, *Op* Operculum, *F* Frontale, *P* Parietale, *a-d* supraoccipitale Knochenschilder. Die Pfeile zeigen die Mündungen der Spritzlöcher. (Nach WIEDERSHEIM.)

Wenn so vielleicht das Gros der Fische von terrestrischen Ahnen sich ableitet, darf man auch daran denken, für die Selachier, diese uralte, ins Silur hinaufreichende Gruppe, solchen Ursprung anzunehmen? Manches spricht wohl stark dafür. Zunächst finden sich bei ihnen Schwimmblasenreste, ein kleines Darmdivertikel bei älteren Embryonen von *Galeus*, *Mustelus* und *Acanthias*. Bei der gewaltigen Schwimmkraft, die viele Haie entwickeln, wenn sie die Schiffe auf ihren Ozeanreisen begleiten, sie oft noch hurtig umkreisend, würde ihnen die Schwimmblase von hohem Nutzen sein; und doch ist solches Schwimmen, solche pelagische Lebensweise, so gut wie die abyssische mancher Formen, nur secundäre Erwerbung. Sie sind Bodenformen. Alle Selachier, auch die Haie, vergraben sich zum Ausruhen in den Sand, das so lange dauert, bis Nahrungsbedürfnis sie zur neuen Bewegung erweckt. Das weist aber zum mindesten an den Strand, und der Schwimmblasenrest auf das Land. Ganz ebenso manche andere Punkte. Die meisten Haie haben Augenlider, sogar eine Nickhaut, Dinge, die sonst nur auf dem

Lande erworben werden (s. u.). Auch die innere Befruchtung, die Copulationswerkzeuge,*) ja das vielen eigene Lebendiggebären, die Bildung einer Placenta können vielleicht besser als Folgen von Landanpassung oder von Rückwanderung verstanden werden; man könnte dahin auch die schützenden Eischalen rechnen, wiewohl diese so mancherlei abenteuerliche Formen angenommen haben, die langen Zipfel der Seemäuse zur Befestigung, die Spirallamellen des Cestracioneies, die lang zugespitzte Kapsel des Eies der *Chimaera monstrosa*, die dazu dient, um es in einer Tiefe von 300 Meter in den lockeren Meeresschlick einzugraben (254) (s. o. Cap. III. S. 54). Doch es lohnt nicht, dies dunkle Gebiet weiter zu betreten, da es sich in die Nacht versteinerungsloser Schichten verliert. Die erste Erzeugung der festen Eischalen mochte auf Trockenschutz beruhen, die Anhänge sind wohl nachträgliche Erwerbungen**). Die Möglichkeit sollte wenigstens angedeutet werden, dass man die Selachier als älteste Strand-, bez. Landbewohner betrachten kann. Auf ihre, wie auf die Fischkiemen überhaupt, kommen wir im nächsten Capitel zu sprechen.

Die wichtigsten Einwände wird man vielleicht der Gliedmaßenbildung entnehmen, da die Placodermen nur das vordere Paar aufweisen. Doch scheint gerade hierin auch eine Stärke zu liegen. Es wäre wohl denkbar, dass ihnen die Hinterfüße verloren gegangen sind, so gut als vielen anderen Bodenfischen, Cyprinodonten, *Chologaster*, *Amblyopsis spelaeus* gelegentlich (s. S. 184). Ebenso ist *Neochanna*, eine Galaxiide in engen Thonlöchern, ohne Hintergliedmaßen. Vielen Ophidiiden fehlen sie gleichfalls, *Fierasfer* in seiner beschränkten Klause, der Wasserlunge von Holothurien, Sandaalen etc.; die eigentlichen Apodes sind aber bekanntlich die Aale als Grundfische, ihnen kann man die Mastacembeliden aus den Süßwassern Indiens als stachelflossige Aale an die Seite stellen. Manche Blenniiden haben denselben Verlust erlitten. Am auffallendsten ist die Verkümmerung oder der vorwiegende Mangel der Bauchflossen bei den Plectognathen, die jetzt nur frei zu schwimmen vermögen, für mich ein Grund mehr, sie alten Land- und Uferformen anzureihen.

Übrigens fragt es sich, ob man in allen Fällen den Mangel der Hinterflossen auf Verkümmerung zu setzen habe, oder ob er nicht in vielen, wie vermutlich bei den Placodermen, ein ursprünglicher sei. Gewöhnlich werden zwei Ansichten über die Entstehung der Gliedmaßen einander gegenübergestellt; enweder man leitet den Schultergürtel aus einem Kiemenbogen her, oder man denkt an eine hervorsprossende seitliche Längsleiste, die sich in die beiden Extremitäten-

*) Auch Teleostier giebt es mit Begattungswerkzeugen und innerer Befruchtung; es ist aber höchst bemerkenswert, dass es Formen sind, die starke Beziehungen zum Landleben jetzt noch aufweisen (s. o.), die Cyprinodonten und Blenniiden, auch *Macropus*.

**) Auch das Ei von *Myxine*, mit seinen polaren Ankergruppen, kann wohl so verstanden werden.

paare zerlegt. Der erstere Modus, den GEGENBAUR aufstellte, stößt auf Schwierigkeiten für die Erklärung der hinteren Extremität, und WIEDERSHEIM entscheidet sich gegen ihn, trotzdem er in seinen Protopterusstudien prächtige Stützen fand. Sollte sich nicht beides verbinden lassen? Wenn man Formen wie die Placodermen, mögen sie bereits durch manche Umgestaltungen von der direkten Vorfahrenlinie abgedrängt sein, als die ältesten zu Grunde legt, wenn man im Anschluss Bodenfische ohne Bauchflossen als ursprünglichere betrachtet, wenn man ferner sieht, dass bei manchen Gattungen von Ophidiiden etwa kleine vorhandene Bauchflossen mit am Schultergürtel befestigt sind (GÜNTHER), erscheinen dann nicht die Bauchflossen als einfache Appendices der Brustflossen, von denen

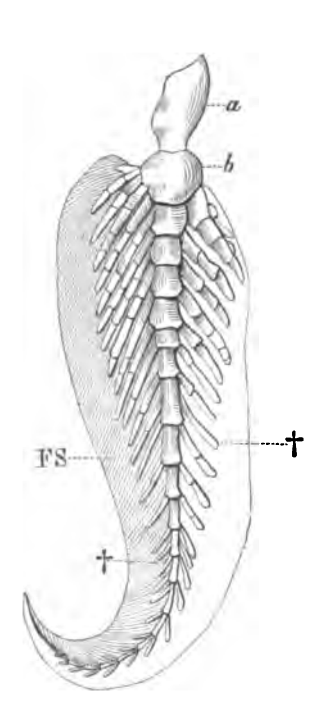


Fig. 200. Brustflosse von *Ceratodus Forsteri*. *FS* Hornstrahlen. (Aus WIEDERSHEIM.)



Fig. 201. Brustflosse von *Xenacanthus Decheni*. Perm. Nat. Gr. (Nach FRITSCH.)

sie sich allmählich gelöst und nach hinten verschoben haben, um nach demselben Schema, das sie in der Anlage mitbekommen, sich selbständig zu entwickeln? Man könnte ebensogut daran denken, dass die anfangs nur in einem Paar als Landanpassung, als Stützen erworbenen Gliedmaßen jene für das Schwimmen am Boden so vorteilhafte Umwandlung durchgemacht hatten, wodurch sie in großer Länge, wie bei den Rochen, an der Körperseite sich befestigen; dadurch wird die Vorderextremität eben in jene Längsleiste übergeführt.

Alle diese Annahmen, die über das rein Hypothetische nicht hinaus gehen können und selbst noch bei dem Versuch der Durchführung im Einzelnen auf immer neue Schwierigkeiten stoßen, die aber vielleicht nicht größer sind, als bei den gewöhnlichen Anschauungen, basieren. wie gesagt, auf der Thatsache, dass die Placodermengliedmaße die einfachste sei. Man braucht nun bloß ihr Außenskelet näher zu betrachten, um die Urflosse der Anatomen, mit der biserialen Anordnung der Flossenstrahlen an einer medianen Axe, darin vorgebildet zu finden. Wir wollen uns nicht verhehlen, dass in der Kalkpanzerung dieser ältesten Ganoiden ein Widerspruch liegt gegen unsere obigen Ausführungen betreffs der erschwerten Kalkbildung im Süßwasser gegenüber dem Meere; der Widerspruch wird zum Teil aufgehoben dadurch, dass wir die Tiere geradezu auf das Land verlegen; auf keinen Fall aber kann die Panzerung als Gegenbeweis gegen die Auffassung von der Binnenbildung dieser Tiere angeführt werden, da wir bei den alten Amphibien dieselben Hautdecken wiederfinden. Unter Ablehnung dieses Einwurfs also kann man sich aus der Pterichthysflosse am bequemsten die noch immer als eine der Urformen geltende von *Ceratodus* oder etwa von *Pleuracanthus* (Fig. 201), von den Crossopterygiern oder Quastenflossern u. s. w. ableiten, wenn man das Tier vom Lande wieder ins Wasser versetzt und damit seines Hautskeletes, eines Trockenschutzes (?, wieder beraubt denkt. Das Ellbogengelenk verschwindet wieder, Festigkeit wird gewonnen, indem allmählich für die zurückgehenden Hautplatten sich innere Knorpelanlagen bilden, eine mediane Spange an Stelle und unterhalb der medianen Reihe von Längsdeckplatten, für die Randplatten nach beiden Seiten ausstrahlende Knorpelfäden, nach mechanischen Grundsätzen.

Zweiundzwanzigstes Capitel.

Die Amphibien.

Gegenüber der großen Unsicherheit, welche die Deutung der Fische, nach meiner Meinung auf Grund ältester Landanpassung, in sich schließt, betreten wir mit den Amphibien schon festeren Boden. Um an das Vorige anzuknüpfen, die Kaulquappe gleicht in ihrer Form mutatis mutandis Placodermen, die man sich ohne Gliedmaßen denkt, wenn man auch auf solche Äußerlichkeit nicht zu viel Gewicht legen darf; der Frosch mit den zum Sprunge eingerichteten Hinterbeinen stellt das entgegen-

gesetzte Extrem dar; nimmt man noch den Contrast zwischen seiner nackten Haut und der Panzerung der Pterichthyiden, so hat man die Pole, zwischen denen sich die gesamte Masse jener Wirbeltiere bewegt, deren Charakter als ältester Landanpassungen sich allgemeiner Anerkennung erfreut. Die merkwürdige Larve der afrikanischen *Dactylethra*, eines Krallen-Frosches, erinnert mit ihrem breiten, endständigen Maul, dem flachen Kopf, mit den langen Tentakeln an die Siluroiden, in der Gestalt des Kopfes und des langausgezogenen Schwanzes an *Chimaera* (!), während die Hornkiefer und Saugapparate der meisten auf einen Zusammenhang mit den Cyclostomen verweisen.*) Wir finden hier einen viel



Fig. 202. Larve von *Dactylethra*.

continuierlicheren Zusammenhang mit den ältesten Anfängen, als bei den erst secundär abgelenkten Fischen. Und man kann hier vielleicht das beste Merkmal heranziehen, das die Vertebraten mit den Wirbellosen verknüpft, das jetzt so viel behandelte Parietalauge; durchweg fehlt es den Fischen, findet sich dagegen bei Amphibien und Reptilien, bei fossilen vielfach aus einem Foramen parietale zu erschließen; — Grund genug, diese Tiere in die direkte Entwickelungslinie zu stellen und die Fische seitab.

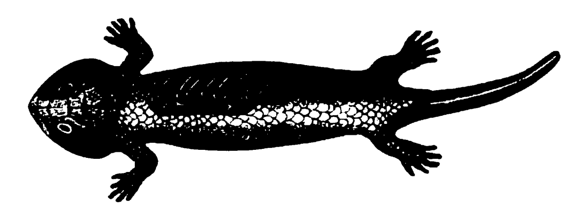


Fig. 203. *Ricnodon Copei*. 3/5. Carbon. (Aus Steinmann-Döderlein.)

Dabei mag es, wie gesagt, fraglich sein, ob die Kaulquappe wirklich noch in der vorliegenden Form einen Ahnentypus darstellt oder nur eine nachträgliche Larvenbildung, mit einem partiellen Rückschlag in die ancestrale Gestalt eben der ältesten Binnenvertebraten, der Placodermen. Die äußeren Kiemen scheinen neue Erwerbungen zu sein.

Von höchstem Interesse aber ist es, dass die ältesten Amphibien, die Stegocephalen, deren Kenntnis bis ins Carbon zurückgeht und

*) Vielleicht bilden die Kiemenöffnungen der Larven, zwei bei *Dactylethra*, eine mittlere bei *Bombinator*, *Alytes*, *Pelodytes*, eine seitliche bei *Rana*, *Bufo*, *Pelobates* u. s. w., eine Parallele zu der gemeinsamen einfachen Kiemenöffnung von *Myxine*.

nach den reichen Funden aus dem Rotliegenden des Plauenschen Grundes von H. Credner so sehr bereichert wurde (255. 391), in ihrem Integument sich den Placodermen eng anschließen, enger jedenfalls, als irgend welche lebenden Lurche oder Lurchfische oder Schmelzschupper, höchstens manche Welse könnte man heranziehen. Der Kopf ist mit äußeren Deckplatten gepanzert, und die Hautverknöcherungen sind entweder noch als große Thoracalplatten erhalten, die an den Rumpfpanzer von *Pterichthys* erinnern, oder es sind bald an der Bauchseite des Rumpfes und Schwanzes, bald ringsum, wie bei *Ricnodon*, rundliche Schuppen vorhanden, die denen am Schwanze von *Pterichthys* gleichen und einerseits von diesem aus nach den Knochenfischen, andererseits von den sauromorphen Stegocephalen (*Ricnodon*) nach den Reptilien den Übergang anbahnen, wie denn auf Grund des paläontologischen Beweises eine scharfe Sonderung zwischen Amphibien und Reptilien kaum noch angängig ist.*)

Die Vollendung des Landtieres vollzieht sich in der Erwerbung doppelter Gliedmaßenpaare. Möglicherweise ist gerade die starre Hautpanzerung von erhöhter Wichtigkeit geworden für ihre Entstehung. Ein Tier mit weicher Körperbedeckung war immerhin zum Kriechen noch tauglicher, ein solches mit festem Integument benötigte der Stützen in erhöhtem Maße. Die Hintergliedmaßen mögen durch allmähliche Verschiebung von vornher an ihren Ort gelangt sein (s. o.). Die wechselnde Innervierung, der verschiedene Umfang des Numerus und Locus der Spinalnerven, welche in den Extremitätenplexus eintreten, spricht für solche Verlagerung; bei den Urodelen liegen vor dem Kreuzbein mehr Stammwirbel als bei den Anuren, an und für sich schon ein Beweis für die von Anfang an verschiedene Anlage beider Ordnungen. Dabei wird die Extremität, wahrscheinlich durch Unterdrückung der einen Strahlenreihe an der biserialen Urform, durch Verlängerung der distalen Strahlen der einen bleibenden Seite und durch reichere Gliederung sowohl des Axenstrahles als der einzelnen Seitenstrahlen geschickt, sich mit dem Ende den Bodenunebenheiten anzuschmiegen und durch ein complicierteres Hebel- und Stützwerk den Körper vorwärts zu schieben. Die Frage nach der morphologischen Bedeutung der einzelnen Teile sowie nach dem ursprünglichen Numerus der Finger und Zehen, ob 5, ob 7, kann hier füglich unerörtert bleiben.

Dagegen ist auf die neue Art des Gebrauches aufmerksam zu machen, welche mit der Unterstützung der Last auf dem Lande zusammenhängt. Wenn das Tier sich nicht springend bewegt, sondern langsam schreitet oder trabt, werden bekanntlich immer gleichzeitig eine Vorder- und

*) Hierher gehört die wichtige Beobachtung Will's, wonach von allen Reptilien die Geckonen in ihrer Embryonalanlage die größte Ähnlichkeit mit Amphibien zeigen. Geckonen sind aber, wiewohl nächtlich und insofern ursprünglich, doch keineswegs Feuchtigkeitsliebhaber. Und so weist auch dieser Zug auf echte terrestrische Lebensweise der alten gemeinsamen Vorfahren der Lurch- und Kriechtiere hin.

Hinterextremität von den verschiedenen Körperhälften bewegt, und die beiden anderen ruhen, übers Kreuz also, so dass der Schwerpunkt des Körpers in gerader Richtung nach vorn geschoben wird. Ganz dasselbe Gesetz, wie für die Quadrupeden, gilt aber auch für die Insekten und Spinnen, so dass gleichzeitig immer die linken Füße der ungeradzahligen und die rechten Füße der geradzahligen Extremitätenpaare ruhen oder bewegt werden. Dabei wird stets unter den scheinbar gleichzeitig bewegten Extremitäten bei genauerer Analyse die hinterste zuerst vom Boden gelöst und vorgeschoben, dann die vorletzte und so weiter bei höherer Anzahl. Die mehr klimmende Bewegung der mit stärkeren Vorderextremitäten ausgestatteten unvollkommeneren Landtiere, wie wir sie u. a. von den Placodermen annehmen müssen, ist aber bei den vollkommeneren in eine Reihe von viel wirksameren Stößen umgesetzt. Die Regel hat so allgemeine Gültigkeit, dass ein Passgänger, wie ein Kameel, als eine seltsame Ausnahme erscheint.

Sehr merkwürdig ist der Verlust des Hautpanzers bei den Molchen und Fröschen, die nackte Haut, die manchem jetzt mit dem Begriffe eines Lurchs untrennbar verknüpft erscheint. Wie kam sie zu stande? Welche äußeren Einwirkungen konnten der Anlass sein? War der Panzer als Trockenschutz erworben? Waren die Stegocephalen oder Panzerköpfe, wenn sie nach der Metamorphose und dem Verlust der Kiemen das Land betraten, der freien Atmosphäre und den Sonnenstrahlen mehr ausgesetzt? Hängt die nackte Haut vielleicht mit der Entwickelung der Pflanzenwelt zusammen, die erst allmählich, wie in der Carbonzeit, größere Formen schuf mit Waldbeständen, in deren Schatten die Luft gleichmäßig mit Feuchtigkeit gesättigt blieb? Es liegt vielleicht nahe, an solchen Causalnexus zu denken; weitere Discussion würde vor der Hand zu reinen Phantasiespielen verführen.

Wesentlich aber bleibt es, dass wir jetzt Tiere vor uns haben, deren Haut in starkem Gegensatz steht zu der aller Wirbellosen. Das Epithel ist nicht ein-, sondern mehr- bis vielschichtig. Die Form der tiefer gelegenen Zellen nähert sich mehr oder weniger regulären Polyedern, nach der Oberfläche zu flachen sie sich immer mehr ab, bei reinen Wassertieren, wie bei den Fischen, mögen sie in allen Schichten gleichmäßig polyedrisch sein. Schleimzellen, die bald nach außen durchbrechen, bald nicht, machen die Haut schlüpfrig. Wimperung ist verschwunden, sie hat sich nach dem Innern, dem Darm und den Respirationswegen, zurückgezogen.*) Die Hartteile entstehen nicht mehr als Cuticularbildungen. Die Panzerung der Ahnen ging bereits von den darunter liegenden Schichten, der Cutis oder dem Corium, aus, die nicht mehr zum Ectoderm gehören. Bei den Ganoiden waren es lediglich

*) Vielleicht kann man in dem Mangel der Cilien auf dem Ectoderm einen Beweis erblicken für die secundäre Herausbildung der nackten Haut. Wäre sie ein direktes Erbteil von aquatilen Vorfahren, so wäre nicht recht einzusehen, warum die Cilien nicht, wie bei den Schnecken, wenigstens hier und da erhalten geblieben sein sollten.



solche Verknöcherungen der Lederhaut, bei den Selachiern kam ein Schmelzüberzug von der Epidermis aus hinzu, der wohl als etwas Secundäres zu gelten hat (gegenüber der Auffassung, welche die Verhältnisse der Ganoiden als retrogressive Weiterbildung betrachtet). Bei den nackten Amphibien zum ersten Male ist die Epidermis auf sich allein angewiesen, und nur gelegentlich, wie beim Hornfrosch, *Ceratophrys*, kommt ein Hautknochen auf dem Rücken hinzu, ähnlich auf dem Kopfe von *Pelobates*, vielleicht alte Reste von Stegocephalen her. Die merkwürdige kleine tropische Gruppe der extremitäten- und schwanzlosen Cöcilien oder Schleichenlurche hat allein den Charakter jener Stegocephalen oder Panzerlurche bewahrt, und wenn wir ihre fossilen Vorfahren nicht kennen, so unterliegt es kaum einem Zweifel, dass sie direkt von jenen paläozoischen Formen abstammen, die Schienen, die für die Locomotion wichtig werden, die Schuppen darunter, sind sicherlich Umbildungen des alten Hautpanzers. Ihre unterirdische Existenz, nach Regenwurmart, kann man ebensowohl auf ein höheres Feuchtigkeitsbedürfnis zurückführen, als auf altertümliche Gewohnheit oder, besser gesagt, auf das Bestreben, den ihnen unbehaglichen allmählichen Umwandlungen auf der Oberfläche sich zu entziehen; man kann aber auch daran denken, dass diese versteckte, grabende, bohrende Lebensweise bereits in alter Zeit erworben wurde, und dass sie dann das Mittel war, sie bei den oberirdischen Veränderungen, denen die Stegocephalen im allgemeinen zum Opfer fielen, der Vernichtung zu entziehen. Die starke Umwandlung zweier höheren Sinnesorgane deutet auf alte Anpassung. Ein Nebenraum der Nase, die Nebennasenhöhle (Wiedersheim), die nahe den Choanen mit der Mundhöhle communiciert, steht mit der Außenwelt nur durch den Thränencanal in Verbindung und stellt einen Schnüffelapparat dar, der eben durch diesen Canal Luft aspiriert (256). Das Auge ist verkümmert, aber die Augenhöhle ist groß geworden und in die Länge gezogen, so dass der innere Augenwinkel vorn nahe der Spitze des Kopfes liegt. Eine Falte am Boden hat sich gebildet und streckt ein freies Ende als Taster vor, eine große Orbitaldrüse dient zur Reinigung des neuentstandenen Sinnesorganes von Erdteilchen (256). Nach der schönen Entdeckung der Herren Sarasin legt nun die ceylanische Blindwühle ihre Eier nicht ins Wasser ab, bringt sie überhaupt nie mit dem Wasser noch mit innerer Körperfeuchtigkeit in Berührung, sondern brütet sie aus, sich schützend herumlegend (257). Deutet dieser unter den lebenden Amphibien so isoliert dastehende Fall freier Eiablage auf

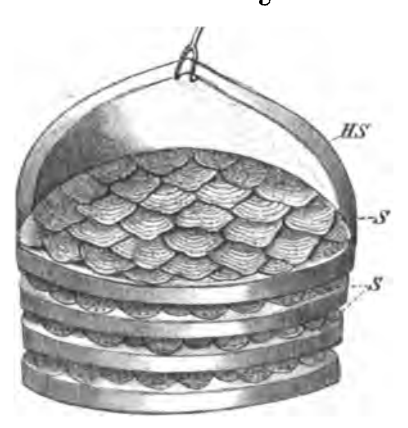


Fig. 204. Hautpanzer von *Epicrium*. *HS* Hautschiene, emporgehoben, *S* Schuppen. (Nach Wiedersheim.)

dem Lande, der bloß noch bei *Amphiuma* beobachtet ist (s. u.), nicht mit großer Wahrscheinlichkeit darauf hin, dass auch die Stegocephalen, trotz kiementragender Larven bei einzelnen, im ausgewachsenen Zustand weniger ans Feuchte gebunden waren, so wie wir es vorhin annahmen?

Bei dieser stark ausgesprochnen Beziehung des altertümlichen beschuppten *Ichthyophis* zum Landleben ist es um so interessanter, zu erfahren, dass auch die Cäcilien von dieser Grundlage aus sich sehr verschiedenen Verhältnissen angepasst haben. Die Herren SARASIN sagen darüber (414. II S. 251): »Hinsichtlich der Lebensweise der Cäcilien besteht die Regel, dass diese Tiere im Boden leben, Gänge wühlen und sich von Regenwürmern, kleinen Grundschlangen, Termiten und dergleichen nähren. Dies ist schon seit BONNATERRE, 1790, bekannt, welcher

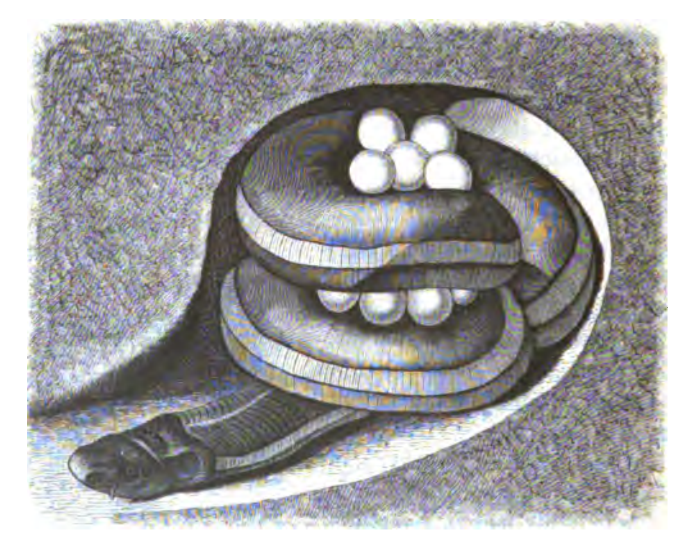


Fig. 205. Brutpflege von *Ichthyophis* (*Epicrium*) *glutinosus*. (Nach SARASIN.)

von Colonisten aus französisch Guiana Erkundigungen eingezogen zu haben scheint. Daneben begegnen wir aber wiederholt der Angabe, dass die Tiere im Wasser lebten. Schon OPPEL brachte 1811 die mündliche Mitteilung von PÉRON, die Cäcilien lebten nach Art der Tritonen. Später teilte PETERS einen Bericht mit, wonach *Typhlonectes compressicauda* im Wasser gefangen wurde. Wie wir . . äußerten, kam uns die vorhandene Erzählung für eine Annahme des Wasserlebens der betreffenden Cäcilie nicht zwingend vor. Wir kannten indes damals die biologischen Bemerkungen J. G. FISCHER's nicht, welche 1880 unter dem Titel: »Neue Amphibien und Reptilien« erschienen waren. Nach seinen Angaben ist das Wasserleben einiger Cäcilien zweifellos, und zwar handelt es sich hier bis jetzt um folgende drei Arten derselben Gattung, *Typhlonectes compressicauda Dum.* Bibr., *T. dorsalis* Ptrs. und *T. natans* Fischer. Solche Wassercäcilien, wie sie FISCHER mit Recht von den

anderen unterscheidet, zeichnen sich in der Regel durch ein stark comprimiertes Körperende aus, wodurch beinahe das Aussehen einer Rücken- und Schwanzflosse hervorgerufen werden kann und das Tier dann, wie wir bemerken möchten, im Aussehen an eine Wasserschlange (*Platurus*, *Pelamis*) erinnert. Die Cäcilien zeigen aber viel größere Unterschiede in Lebensweise und Bau, als man von vornherein erwarten sollte. Es giebt im Boden und im Wasser lebende, eierlegende und lebendig gebärende, schuppenführende und schuppenlose u. s. w.«

Die Umbildung des Integumentes zur Schleimhaut ist von enormer ökologischer Bedeutung. Wie sie die Tiere ans Feuchte bindet, so vermag sie teils respiratorisch zu fungieren, teils direkt Wasser aufzunehmen. Ein Frosch vermag ohne Lunge noch eine Zeitlang zu leben, durch die Haut atmend. In trockner Luft wird schließlich Verdunstungswasser abgegeben, in Berührung mit Feuchtigkeit wird es in großen Quantitäten aufgenommen. Brehm schon stellte entsprechende Versuche an, die Gaule exakter ausführte. Hören wir Brehm. »Wiegt man einen, ich will sagen, ausgedorrten Frosch und umwickelt man ihn dann mit einem nassen Tuche derartig, dass der Mund frei bleibt, so bemerkt man sehr bald eine Zunahme des Gewichtes. Ein ausgedorrter Laubfrosch, welchen Townson untersuchte, wog 95 Gran, nachdem er aber mit Wasser in Berührung gebracht wurde, schon eine Stunde später 97 Gran mehr. In einer verschlossenen Schachtel können Frösche bei feuchter, nicht über 10 bis 12° warmer Luft einzig und allein durch die Thätigkeit ihrer Haut 20 bis 40 Tage leben, auch wenn man alle Verbindung zwischen der Luft und den Lungen aufhebt.« Unter der Luftpumpe sterben sie schneller, als in ausgekochtem Wasser. Die Harnblase, die in Wahrheit keinen Urin enthält, scheint geradezu als Wasserspeicher zu dienen. Ein Frosch im Trocknen verliert bis 25% seines Körpergewichtes. Aber es ist nicht nur der Wassergehalt allein, der durch die Trocknis alteriert wird, sondern das Blut wird in fabelhafter Weise verändert, die Blutkörperchen werden zerstört. Ein Frosch, der normal etwa eine Milliarde Blutkörperchen besitzt, verliert bei Trocknis in acht Tagen über 600 Millionen (258). Bei neuer Feuchtigkeit scheint rasche Neubildung einzutreten. Auch in der freien Natur scheinen die Frösche eine solche Regenerationskur zeitweilig durchzumachen, denn wir sehen sie zu manchen Jahreszeiten tagelang auf einem Stein oder im trocknen Schlamme liegen.

Solches Benehmen liegt indes außerhalb des gewohnten Verhaltens. Die Amphibien sind vorwiegend Nachttiere, die am Tage sich verborgen halten und erst durch die feuchtere Nachtluft aus ihren Verstecken hervorgelockt werden; bei Regenwetter können wir den gefleckten Salamander, so wie den schwarzen der Alpen, auch bei Tage erbeuten, wie überhaupt die Molche weniger scharf zwischen Tag und Nacht unterscheiden. Aber selbst unser Laubfrosch hat die Hauptjagdzeit nach Sonnenuntergang. Auch die Aufregung der Liebe bringt sie dazu, beim hellen Sonnenschein sich musikalisch zu producieren. Das Erfordernis

eines gewissen Gleichmaßes von Luft und Wärme, das durch die Schleimhaut bedingt wird, lässt sie die ungünstige Jahreszeit verborgen schlafend verbringen, bei uns den Winter, in den Tropen die trockne Jahreszeit, wobei örtliche Verhältnisse in erster Linie maßgebend sind. So hält sich der Taufrosch im Hochgebirge noch zur Sommerzeit im Wasser auf, wenn er es bei uns längst verlassen hat. Im wasserreichen Brasilien ertönt die Musik allabendlich das ganze Jahr hindurch, auch die Fortpflanzung ist wenig beschränkt. Während bei uns alle, mit Ausnahme jüngerer Tritonen und vielleicht der Salamanderarten, sowie der Geburtshelferkröten, den Winter im Schlamme verbringen, hält bereits der italienische Brillensalamander, *Salamandrina perspicillata*, unter Wurzeln vergraben, einen Sommerschlaf; *Pyxicephalus* in den trockensten Teilen von Mittel- und Südafrika schläft ähnlich in Höhlungen unter Bäumen u. s. f. Manche verstehen sich nicht nur zu verkriechen, sondern aktiv zu graben, unsere Knoblauchskröte schaufelt sich geschickt mit der Hornschwiele, der sechsten Zehe, in die Erde. *Alytes* gräbt meterlange Gänge, selbst ein Molch, *Salamandra talpoidea* in Nordamerika, wühlt Gänge nach Maulwurfsart.

Vielleicht hängt mit der hohen Anpassungsfähigkeit an ungünstige Zeiten, die schlafend überstanden werden, auch die bekannte, erstaunliche Zählebigkeit dieser Tiere zusammen. Tritonen können ohne Schaden im Schlamme einfrieren, sie können bis zum Gerippe vertrocknen. Auch das hohe Regenerationsvermögen verloren gegangener Teile, des Schwanzes, ganzer Extremitäten, selbst der Augen, ist wohl im Zusammenhange mit der starken Adaption an ungünstige Umstände, die ihrerseits durch die Schleimhaut gefordert wird, erworben worden.

Lurche, die sich vom Feuchten entfernen, bilden in mehrfacher Weise ihre Haut um, bei den Kröten namentlich wird sie runzelig und drüsenreich, sie ähnelt darin der der Landschnecken. Zwei Formen haben durch Umbildung der obersten Epidermisschichten wahre Horngebilde erzeugt, wenn auch nur an den Zehenenden, der japanesische Krallenmolch und die Dactylethriden oder Krallenfrösche.*)

*) Als Parallele dazu kennt man auch bei verschiedenen Wirbeltieren innere Schleimhautverhornungen. Posner hat die Daten zusammengestellt und weiter darüber gearbeitet (259). Sein Bericht möge hier eingeschaltet sein. »So bekannt es seit langem ist, dass ectodermale Gebilde den Schleimhautcharakter annehmen können, — physiologische Beispiele liefert die Mundschleimhaut, gewisse pathologische Befunde bei der Transplantation —, so selten hat man bis vor Kurzem ein Epidermalwerden echter Schleimhäute, namentlich solcher mit Cylinderepithel, beobachtet. In jüngster Zeit aber hat sich auf diese Verhältnisse erhöhte Aufmerksamkeit concentriert, namentlich im Anschluss an die Beobachtungen Virchow's über Pachydermia laryngis und Neelson's über die Strictura urethrae. P. hat daraufhin eine Reihe von pathologisch veränderten Schleimhäuten untersucht und kann für Vagina, Urethra und Larynx bestätigen, dass hier unter dem Einfluss verschiedener Reize die Schleimhaut völlig epidermal wird; die Übereinstimmung mit Epidermis ist eine vollständige; — namentlich ist auch hier das Stratum granulosum, die Schicht keratohyalinhaltiger Zellen am Übergange vom Rete zum Stratum corneum deutlich nachweisbar. Mit Rücksicht auf die Entstehung des Keratohyalins legen die erhaltenen Bilder den

Die beiden Ordnungen der Urodelen und Ecaudaten dürfen nicht so aufgefasst werden, als ob die letzteren von den ersteren abstammten. Denn wenn man auch Frösche erst aus den Ablagerungen des Tertiär kennt, so weist doch die gewaltige Umbildung der Hinterextremitäten, des Beckens und der gesamten Wirbelsäule, deren Stammteil kurz und steif, deren Schwanzteil zu einem einzigen Stück verschmolzen ist, so dass seine Herabziehung den Vorderkörper plötzlich schräg aufrichtet, auf eine alte langsam erworbene Umbildung hin, so gut wie der Mangel freier Rippen. Die Sprungbewegung ist eine Folge kräftig durchgebildeter Landanpassung, eine echt terrestrische Erwerbung, und die musterhaften Schwimmstöße im Wasser, unterstützt durch Schwimmhäute, sind nur ein nachträglicher Profit. Den Anfang, zugleich vom Wasser mehr weniger entfernt, hat man bei den kurzbeinigen Kröten zu suchen. Eine besonders weit vom Boden weggehende Lebensweise führen die kletternden Laubfrösche mit ihren Haftballen an den Zehen, oder mit Wendezehen beim Hyadenkönig, *Phyllomedusa bicolor*. Ja *Rhacophorus* benutzt als Flugfrosch die großen Schwimmhäute an den Vorder- und Hinterfüßen als eine Art Fallschirm (Fig. 207). Die Urodelen haben die ursprüngliche Durchschnittsform der paläozoischen Amphibien bewahrt, sie sind das Endglied einer auf alte Microsaurier ohne sonderliche Umgestaltung direkt zurückgreifenden Reihe (260) oder neotenische Larvenformen derartiger terrestrischer Vorfahren (s. S. 363 Anm.).

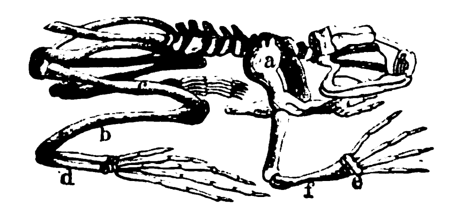


Fig. 206. Froschskelet.

Solche Differenz macht sich in besonderen Maße in der Fortpflanzung, Metamorphose und Brutpflege geltend, die bei beiden Ordnungen oft weit auseinandergehen.

Bei den Ecaudaten ist die Befruchtung stets eine äußere, indem das Sperma über die Eier gespritzt wird, mit der bekannten

---

Schluss nahe, den Mertsching zog, dass dasselbe sich auf Kosten des zerfallenden Kernes bilde. — Da die in Betracht kommenden menschlichen Schleimhäute sämtlich mehr oder weniger noch einen Übergangscharakter haben, suchte P. auf vergleichend anatomischem Wege Objekte zu gewinnen, bei denen zweifelsohne entodermale Gewebe (Mitteldarm) denselben Veränderungen unterliegen. Gestützt auf eine Notiz bei Leydig wurden die Mägen verschiedener niederster Säugetiere, namentlich von *Bradypus* und *Manis* untersucht, und es zeigte sich, dass hier — im Gegensatz zu den Mägen körnerfressender Vögel, bei denen es sich um Abscheidung erstarrender Drüsensecrete handelt — in der That ausgedehnte Epithelverhornungen selbst in der Pars pylorica stattfinden. Keratohyalin war hier (vielleicht wegen des Erhaltungszustandes der in Spiritus aufbewahrten Präparate) nicht mit Sicherheit, ein zwischen Rete und Stratum corneum eingeschobenes Stratum lucidum aber außerordentlich deutlich nachweisbar.«

Die histologischen Andeutungen, die Posner betreffs der Säuger giebt, mögen zugleich die Umwandlung der äußeren Schleimhaut zu Horngebilden bei den Lurchen illustrieren.

klammernden Vereinigung der Geschlechter. Eine Emancipation vom Wasser macht sich in verschiedener Weise geltend, entweder durch Entfernung des Laiches vom Wasser, so dass die ausschlüpfenden Jungen bald den Weg dahin finden und hier die normale Verwandlung, die mit einer Häutung schließt, durchmachen, oder durch eine echte Brutpflege auf oder in dem Körper eines der Eltern, oft verbunden mit Modificationen der Metamorphose, die allerdings auch im ersteren Falle vorkommen können. Immer aber werden auch im letzteren Falle die unbefruchteten Eier zunächst nach außen abgelegt.

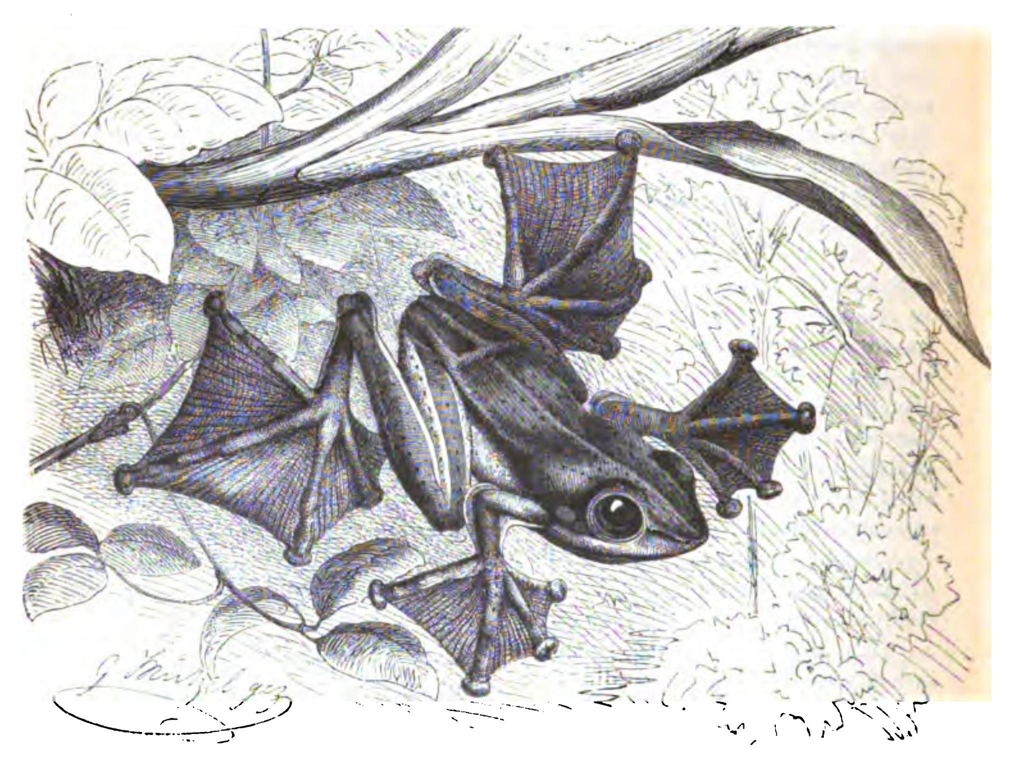


Fig. 207. *Rhacophorus Reinwardtii.* (Nach BREHM.)

Den Übergang zu dem ersteren Wege, den Laich nicht ins Wasser unmittelbar abzusetzen, bildet vielleicht die Gewohnheit neotropischer Laubfrösche (z. B. *Hyla luteola*), welche sich an den kleinen Wasseransammlungen in den Bromelienblättern oder in hohlen Bäumen genügen lassen (261). *Chiromantis rufescens*, *Phyllomedusa Jheringi* setzen den Laich, von einer reichlicheren Schlammmasse eingehüllt, dicht über dem Wasser an Blätter ab. Mehrere Arten von *Leptodactylus* und *Paludicola gracilis* laichen auf dem Boden ausgetrockneter Pfützen oder in Erdlöchern, die sie sich selbst graben. Ähnlich *Rana opisthodon*. *Hylodes martinicensis* hüllt, so weit die Beobachtungen reichen, die Eier in eine

Schaummasse ein, die auf Blättern von Liliaceen befestigt wird. Dabei wird die ganze Metamorphose, wie es scheint, ohne jede Kiemenentwickelung, innerhalb dieser Hülle absolviert.

Wirkliche Brutpflege übernimmt bald der Vater, bald die Mutter. Bei der Geburtshelferkröte, *Alytes*, die in Westdeutschland vereinzelt vorkommt, wickelt sich der Vater die Eierschnur um die Hinterbeine, die Schleimhülle trocknet ein, so dass eine Perlschnur entsteht mit centimeterlangen Abständen zwischen den einzelnen Eiern. Das Tier wird (nach Brehm's Angabe) durch die Last so wenig gestört, dass es wohl um ein zweites Weibchen wirbt, um auch von ihm eine neue Bürde zu erhalten. Später bringt es seine Tracht ins Wasser, wo die Jungen alsbald ausschlüpfen. Bei *Rhinoderma* nimmt das Männchen, manchen Welsen ähnlich, den Laich in das Maul, und die Entwickelung vollzieht sich, ohne äußere Kiemen, im Kehlsack. Beim ceylanischen *Rhacophorus reticulatus* trägt das Weibchen die Eier am Bauche mit sich herum, bei *Pipa*, der bekannten surinamischen Wabenkröte, auf dem Rücken mit der wuchernden Haut. Bei *Notodelphys* und *Nototrema* entwickeln sich die Jungen, gleichfalls ohne äußere Kiemen, in einer mütterlichen Rückentasche. Wo die äußeren (und inneren!) Kiemen fehlen, scheint der Schwanz die Atmung zu übernehmen.

Neuerdings hat Loos (420) sehr interessante Untersuchungen veröffentlicht über die Metamorphose der Frösche. Er weist dabei nach, dass das Tier während der Verwandlung keine Nahrung zu sich nimmt, sondern von seinem Schwanze lebt, der resorbiert wird. »Es entwickeln sich die definitiven knöchernen Kiefer mit ihrer Muskulatur, während dessen sind die hornigen Larvenkiefer noch vorhanden, stehen aber mit der zugehörigen Muskulatur gar nicht mehr im Zusammenhange, können also auch nicht mehr funktionieren. Es ist daher für das Tier unmöglich, Nahrung zu sich zu nehmen.« Die Resorption des Schwanzes hängt mit einer Art inneren Hungers zusammen, daher seine Reduktion mehr schubweise und nicht ganz regelmäßig erfolgt. Die Quappe von *Rana temporaria* resorbierte ihren Schwanz in nicht ganz drei Tagen, eine solche von *Pelobates fuscus* von 100 mm Länge brauchte zur Aufsaugung ihres 70 mm langen Schwanzes nur acht Tage. Dabei erfahren wir, dass Phagocyten sich nicht beteiligen, sondern dass die lymphatische Körperflüssigkeit genügt, die Gewebe der zum Schwund kommenden Organe aufzulösen und zu verdauen. (Wo die Kraft des Wachstums im ganzen Körper die gleiche ist, wie beim *Protopterus* im Trockenschlafe, oder wo das Blutgefäßsystem sich auflöst, wie bei sich verwandelnden Insekten, übernehmen die Phagocyten den Transport zerfallender Gewebe.)

So weit das Thatsächliche. Wenn aber Loos die Frösche aus salamanderartigen, pflanzenfressenden Wasserbewohnern im Laufe der Stammesentwicklung sich zu insektenfressenden Landtieren herausbilden lässt, so steht das mit der hier vorgetragenen Auffassung allerdings im Widerspruch. Natürlich haben die Froschlarven in vielen Stücken ancestrale Charaktere, aber nicht gerade salamanderartige, die Hornkiefer

weisen auf den alten Zusammenhang mit den Cyclostomen zurück, nicht mit den Salamandern, und die Vorfahren brauchen weder, wie oben ausgeführt, im Wasser gelebt zu haben, noch pflanzenfressend gewesen zu sein. Auf letzteren Punkt kommen wir zurück (Cap. 28); hier mag nur bemerkt werden, dass die pflanzliche Nahrung der Quappen, die ja auch nicht ausschließlich ist, vielmehr auf einer secundären Anpassung zu beruhen scheint. Der so außerordentlich lang aufgewundene Darm ist schwerlich von Alters her vererbt.

Die Metamorphose kann bei Froscharten, die im Wasser laichen, oft durch äußere hemmende Umstände, Temperatur (Nahrung!), ungewöhnlich verzögert werden und sich auf mehrere Jahre erstrecken. Bei *Pseudis paradoxa* erreicht sie dadurch einen gewissen Höhepunkt, dass die Larve größer wird als das vollendete Tier.

In dieser Hinsicht leisten die Molche weit mehr.

Zunächst ist die Befruchtung eine innere (262). Ob es aber irgendwo zu einer eigentlichen Begattung kommt, die für die Frösche so charakteristisch ist, bleibt fraglich. Für *Triton*, *Glossoliga*, *Pleurodeles* und den *Axolotl* ist in neuerer Zeit der Vorgang beobachtet worden. Das Männchen klebt ein Spermatophor an Steine oder andere Gegenstände im Wasser, »das Weibchen aber nimmt in aktiver Weise von der Spitze des Spermatophors die dem Gallertkegel aufsitzende Samenmasse durch die geöffnete Kloakenmündung weg und in sich auf.« Wenn die Thatsache richtig ist, dass ein Feuersalamanderweibchen, welches isoliert gehalten wurde, nach der ersten Geburt noch eine zweite vollzog, so muss das aufgenommene Sperma sehr lange funktionsfähig bleiben.

Solche innere Befruchtung gestattet eine ganz andere Form der Brutpflege. Die Eier werden bei manchen im Eileiter zurückbehalten und hier entwickelt, um dann lebendig geboren zu werden, bei *Salamandra maculosa* viele, bei *atra* nur zwei, die sich auf Kosten der Geschwister ernähren. Das ist die weitgehendste Landanpassung, deren Urodelen fähig sind.

Umgekehrt führt der geringe Unterschied zwischen Larve und fertigem Zustand, der sich im Äußeren hauptsächlich auf eine Anzahl von Hautschrumpfungen reduciert, indem die äußeren Kiemen (innere fehlen) und der Rückenkamm schwinden, leicht zu einem Verwischen beider Stadien. Die Larvencharaktere, die durch operative Eingriffe schneller beseitigt werden können, lassen sich andererseits unter Umständen definitiv machen; die Larve wird fortpflanzungsfähig. Der Axolotl ist das berühmteste Beispiel; an Tritonen ist das Gleiche constatiert. Die Kiemenlurche oder Ichthyodea sind so aufzufassen. Die mit Lungen versehenen haben noch manchen Anklang ans Landleben; *Cryptobranchus* macht noch unter Wasser Atembewegungen, wahrscheinlich, um die Lungenluft durch die Kiemenspalten streichen zu lassen und so möglichst auszunutzen, der Hellbender, *Menopoma alleghaniense*, verlässt bisweilen noch das Wasser und vermag 24 Stunden auf dem Trocknen zu bleiben, *Amphiuma tri-*

dactylum, mit der Fortpflanzung der Cöcilien und von SARASINS geradezu als eine Neotenie derselben aufgefasst, hält, aus dem Wasser herausgeworfen, mehrere Tage auf dem Lande aus.*) Die niedrigsten Stufen stellen unser *Proteus*, von dem ja endlich Fortpflanzung und Entwickelung

---

*) Bei der Wichtigkeit der Specialuntersuchung wollen wir es uns nicht versagen, die wesentlichste Stelle aus dem Werke der Herren SARASIN, die zu gleichem Resultate kommen, hierher zu setzen (414. II. S. 240—43):

Wenn wir die Schuppen der Cäciliiden als ein Stegocephalenerbteil ansehen müssen, könnte man in erster Linie daran denken, bei den Ichthyoden nach denselben zu suchen; denn diese werden fast allgemein als die direkten Vorfahren der Salamandriden betrachtet, und in Folge dessen könnten wir uns für berechtigt halten, bei diesen Formen überhaupt stegocephale Eigentümlichkeiten zu erwarten; aber wir werden in dieser Voraussetzung vollkommen getäuscht.

Die Perennibranchiaten und Derotremen haben weder im Bau ihres Schädels, noch in demjenigen ihrer Haut irgend etwas mit den Stegocephalen gemeinsam etwa im Gegensatz zu den Salamandriden, und dies lässt sich offenbar nur dadurch erklären, dass sie nicht, wie meistens irrtümlich angenommen wird, jene echten Übergangsformen repräsentieren. Der Bau ihres Schädels, ihrer Extremitäten, ihrer Haut lässt sie keineswegs als das erscheinen, wofür sie gelten, nämlich als Bindeglieder zwischen den Amphibien und Ganoiden. Ihre Kiemenspalten, äußeren Kiemen, Seitenorgane und ihr Ruderschwanz sind, wie uns scheinen will, bloß Larvenorgane von palingenetischem Werte. Reale Übergangsformen zwischen Ganoiden und Amphibien müssten, außer dem Besitze von mit Kiemenblättchen besetzten Kiemenbogen und äußeren Kiemen, noch in den Schädelmerkmalen die Mitte zwischen den beiden genannten Gruppen gehalten, in ihrer Haut cycloide Schuppen eingeschlossen und Extremitäten von anderem Baue besessen haben, als er den landbewohnenden Vertebraten zukommt. Von lebenden Formen, welche einem solchen Übergang eventuell nahe stehen möchten, können nur die Dipnöer in Betracht kommen.

Wir zögern also nicht, es auszusprechen, dass nach unserer Meinung die als Perennibranchiaten und Derotremen den Salamandriden als gesonderte Familien zur Seite gestellten Urodelen nichts weiter sind als persistierende Larvenformen echter Salamandriden, als Larven geschlechtsreif werdend, gleich dem Axolotl, und dass wir somit bei ihnen unmöglich alle jene Merkmale bis ins einzelne wiederfinden werden, welche die Übergangsformen zwischen Ganoiden und Amphibien ausgezeichnet haben.

Fassen wir z. B. das derotreme *Amphiuma* ins Auge. Wir haben schon darauf aufmerksam gemacht, dass ganz die gleiche, auffallende Art der Eiablage und Brutpflege, wie wir sie von *Ichthyophis* beschrieben haben, auch für *Amphiuma* durch HAY constatiert worden ist. Dass dieses derotreme Urodel seine Eier auf die Erde ablegt, mithin behufs Brutpflege das Wasser verlässt, dann doch offenbar, bis es einen geeigneten Brutplatz gefunden hat, in der Erde zu wühlen genötigt ist, hernach lange Zeit, wie *Ichthyophis*, um seine Eier herumgeschlungen in der Luft lebt, dies alles lässt uns vermuten, dass die nächsten Vorfahren von *Amphiuma* Landtiere gewesen sind wie die Cäciliiden und secundär wieder dem Wasserleben sich angepasst haben, indem sie als Larven es unterließen, eine Metamorphose einzugehen.

COPE betont den Umstand, dass die Amphiumiden von den anderen Urodelen durch den Besitz eines Ethmoids sich unterscheiden, gerade dadurch aber an die Cäciliiden enge sich anschließen, und schreibt: »Die Cäciliiden bilden eine Familie der Urodelen, welche mit den typischen Formen durch die Amphiumiden verbunden ist.«

Wie man aus dem oben Gesagten erkennen wird, gehen wir selbst noch einen Schritt weiter, indem wir *Amphiuma* mit den Cäciliiden vereinigen und diese Form für nichts anderes als eine permanente Larvenform der letzteren halten, auch sind

(— von einer Metamorphose kann man kaum reden, von den anfangs als zehenlose Stummel herauswachsenden Extremitäten abgesehen —) bekannt geworden sind, und *Siren lacertina*. Dieser aber, der zeitlebens nur

andererseits die Larven von *Ichthyophis* in Bau und Aussehen vollkommene Amphiumiden. Der einzige Unterschied besteht in der Anwesenheit rudimentärer Extremitäten bei den Amphiumiden, welche den Cäciliiden und auch schon ihren Larven vollständig verloren gegangen sind. Würde *Amphiuma* sich verwandeln, so bekämen wir ein in der Erde wühlendes Geschöpf wie *Ichthyophis*; aber kleine Extremitätenstummel, ähnlich wie unter den Lacertiliern einigen Arten der Gattung *Acontias*, würden ihm verbleiben und außerdem ein noch deutlicher Schwanz. Wir könnten dann sagen, dass wir einen Repräsentanten der Cäciliiden etwa aus der Tertiärzeit vor uns hätten. Hautringel und Hautschuppen würden dieser metamorphosierten Form wohl nicht fehlen.

Sehr zu Gunsten unserer Ansicht über die Amphiumiden würde es sprechen, wenn eine ganz kurze Bemerkung von Cope sich bestätigen sollte, welche also lautet: »Es existieren einige Annäherungen an *Coecilia* seitens der Amphiumiden. Es scheint nicht bemerkt worden zu sein, dass die letzteren winzige Schuppen besitzen.« In seiner Amphiumidenarbeit von 1886 hat Cope die 1866 über die Amphiumiden und Cäciliiden geäußerten Bemerkungen wieder abgedruckt, aber den Satz über die Schuppen der Amphiumiden ausgelassen. Diese Angabe ist also vermutlich einer Nachprüfung bedürftig und übrigens einer solchen wohl wert.

Amphiuma ist somit, wie wir nun glauben wahrscheinlich gemacht zu haben, eine neotenische Form der Cäciliiden, um Kollmann's zutreffenden Ausdruck anzuwenden, und zwar zeigt es totale Neotenie.

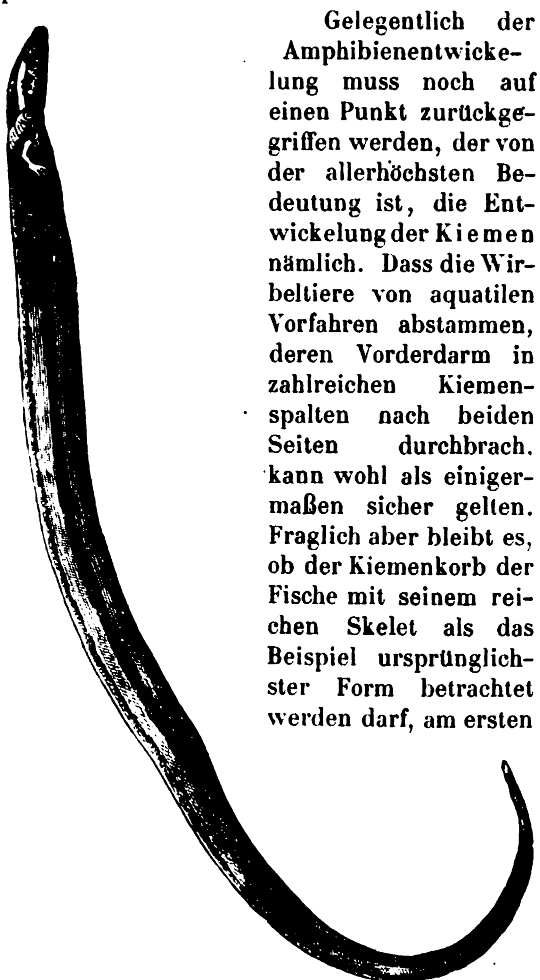
Boas kommt gleich uns zu dem Resultate, dass die Ichthyoden persistierende Larven sind, indem er sich auf seine Erfahrungen am Gefäßsystem stützt. Er findet unter anderem, dass *Menobranchus* und *Proteus* den vierten Arterienbogen verloren haben, der doch bei echten Übergangsformen eine sehr große Rolle spielen müsste. Ähnliche Erfahrungen von secundärer Degeneration machte Boas am Conus, Truncus und an den Kiemen der Ichthyoden und weist, wie es auch oben von uns geschah, auf den hie und da zu constatierenden Mangel des Oberkiefers hin. »Niemals fanden wir, schreibt Boas, dass die Verhältnisse bei den Salamandridenlarven, wenn Unterschiede vorhanden waren, von jenen der Perennibranchiaten abgeleitet werden konnten; immer war es so, dass die ursprünglicheren Verhältnisse deutlich genug sich nicht bei den Perennibranchiaten, sondern bei den Salamandriden fanden.« Wir fügen hier bei, dass auch die bei Ichthyoden hin und wieder zu constatierende Reduction der Kiemenspalten (z. B. bei *Amphiuma*) für secundäre Degeneration spricht.

Cope fand bei *Siren*, dass zu einer gewissen Zeit der Entwicklung die äußeren Kiemen von der Haut ganz und gar überzogen und auf diese Weise funktionslos werden. Hernach treten sie in einem älteren Stadium wieder in Funktion. Er hält deshalb dafür, dass die Vorfahren von *Siren* Landbewohner gewesen waren wie die Salamandriden, dass sie aber später wiederum ein Leben im Wasser annahmen und von neuem ihre Kiemen als Atmungsorgane zu benutzen anfingen.

Die von uns geäußerte Ansicht über die Neotenie der Ichthyoden ist also schon von mehreren Autoren vertreten worden; und bei weiterer Nachforschung in der Literatur würden sich ohne Zweifel noch manche Stimmen zu Gunsten dieser Anschauung finden lassen. Wir wiederholen nur die von andern und von uns beigebrachten Argumente, welche in der Hauptsache besagen, dass, wenn die Ichthyoden echte Übergangsformen zwischen Ganoiden und Amphibien wären, ihr Schädel, ihre Extremitäten, ihre Haut, ihre äußeren Kiemen, ihre Kiemenspalten und ihr Gefäßsystem anders gebaut sein müssten, als sie es thatsächlich sind, und ihre Entwicklungsgeschichte müsste anders verlaufen, als sie in Wirklichkeit vor sich geht.

Als eine Folge des Gesagten erscheint es, wenn wir die bis jetzt als Perennibranchiaten, Derotremen und Salamandriden unterschiedenen Formengruppen unter

Vorderbeine bekommt, verräth darin einen gewissen Rückschlag zu Urformen, die, wie die Placodermen, auch nur ein Extremitätenpaar besaßen.



Gelegentlich der Amphibienentwickelung muss noch auf einen Punkt zurückgegriffen werden, der von der allerhöchsten Bedeutung ist, die Entwickelung der Kiemen nämlich. Dass die Wirbeltiere von aquatilen Vorfahren abstammen, deren Vorderdarm in zahlreichen Kiemenspalten nach beiden Seiten durchbrach, kann wohl als einigermaßen sicher gelten. Fraglich aber bleibt es, ob der Kiemenkorb der Fische mit seinem reichen Skelet als das Beispiel ursprünglichster Form betrachtet werden darf, am ersten

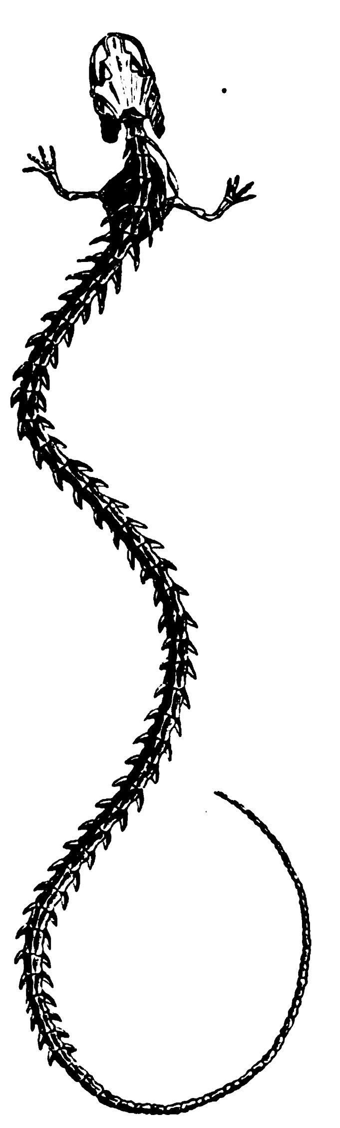


Fig. 208. *Siren lacertina* nebst Skelet.

der Collectivbezeichnung der Salamandroiden und die Amphiumiden und Cäciliiden unter der Collectivbezeichnung der Cäciloiden zusammenfassen. Da durch die Existenz der Amphiumiden die Cäciliiden mit den Salamandroiden aufs engste verbunden sind, subsummieren wir sowohl die Salamandroiden als die Cäciloiden unter den Begriff der Urodelen.

Um es kurz zusammenzufassen, so sehen wir uns also genötigt, die Perennibranchiaten und Derotremen aus dem Stammbaum der Vertebraten zu eleminieren, und damit ist eine große Schwierigkeit aus der Welt geschafft, welche der Einreihung der Stegocephalen in denselben entgegenstand.

noch die inneren Kiemen der Selachier und Kaulquappen (mit den Cyclostomen). Bei diesen beiden Gruppen aber ist es äußerst merkwürdig, dass in keinem Falle diese ancestralen Kiemen der jungen Larve dem Respirationsbedürfnis genügen, sondern dass sich noch äußere Hautfortsätze dazu gesellen, so bei Dipnoern, bei Selachierembryonen (263), bei Frosch- und Molchquappen, bei Schleichenlurchen. Wie ist diese merkwürdige Zuhilfenahme secundärer äußerer Kiemen anders zu erklären, als dadurch, dass die primären — in Folge des Landlebens — für die Atmung ungenügend geworden waren? Erst nachdem sie, durch neuen Impuls in Folge des wiedererworbenen Gebrauchs, sich von neuem vergrößert haben, vermögen sie allein den Gasaustausch zu vollziehen, bei Froschquappen, bei Knorpelfischen, worauf dann die äußeren Hilfskiemen resorbiert werden. Bei den echten Fischen sind sie, secundär durch complicierte Einrichtungen, wieder so weit herangebildet, bez. aufs Neue differenziert, dass die äußeren Hilfswerkzeuge überflüssig geworden sind. Auf solche secundäre Bildung der Fischkiemen in ihrem jetzigen Zustande deutet wohl auch die von der vergleichenden Embryologie vielfach verwertete Thatsache, dass bei den Fischen bereits eine mehr weniger große Anzahl von Kiemenspalten abgelenkt und (durch Funktionswechsel) zur Erzeugung anderer Organe benutzt ist (264). Es würde das wahrscheinlich nicht geschehen sein, wenn die Kiemen fortwährend für die Atmung gebraucht wären.


Fig. 209. Larve von *Salamandra atra*. (Nach M. v. CHAUVIN.)

Dreiundzwanzigstes Capitel.

Die Sauropsiden.

A. Die Reptilien.

Das älteste lebende Kriechtier, die neuseeländische *Hatteria* (Fig. 210), zu der H. CREDNER jüngst eine nächstverwandte Form aus dem Rotliegenden nachwies (255), die *Palaeohatteria*, schließt sich den Amphibien in sofern an, als ihm, nach GÜNTHER, die äußeren Copulationsorgane fehlen. Die übrigen Merkmale, die namentlich das Skelet betreffen (acrodonte Zahnstellung, ein Schneidezahn im Zwischenkiefer, Trennung der nur durch

ein Faserband verbundenen Zwischenkiefer, Unbeweglichkeit des Quadratum, das Vorhandensein eines Bauchsternums wie bei den Krokodilen u. s. w.), deuten teils die Sonderstellung, teils die Beziehungen zu anderen Gruppen an. Noch besitzen diese Rhynchocephalen die meiste Ähnlichkeit mit den Stegocephalen, von denen sie abstammen. Wenn es nicht unwahrscheinlich war, dass die Panzerlurche im Durchschnitt offenere, trockenere Localitäten bewohnen konnten und bewohnten, als die Nackthäuter, so ist damit der biologische Übergang gegeben. Der Schwerpunkt liegt in der Entwickelung, die Eier werden dem Wasser entzogen, sie erhalten eine lederartige oder kalkige Schale; der Embryo atmet nicht mehr durch Kiemen*), sondern er hat sich dafür ein ganz neues provisorisches Organ gebildet, die Allantois, ein Divertikel des Darmcanals unmittelbar vor dem After, das sich zur Blase erweitert, Blutgefäßausbreitungen erhält und die Respiration übernimmt. Vor ihrer Entstehung ist bereits eine andere Schutzmembran erzeugt, das Amnion oder die Schafhaut. Der Embryo senkt sich in den Dotter, auf dem er flach ausgebreitet auflag, den offenen Bauch ihm zugewandt. Bei dem Einsinken schließt sich die seitliche Bauchhaut über dem Rücken und verklebt zu der mit Flüssigkeit gefüllten Amnionblase; somit ist ein Trockenschutz für den exponierten Rücken gegeben, ein Schutz, der allen höheren Vertebraten, den Amnioten oder Allantoidica, verbleibt. Hiermit ist der anatomische Zwang, die Entwickelung im

*) Dass die erwachsenen Amnioten lediglich durch Lungen atmen, ist eine Thatsache, die nicht der Erwähnung bedürfte, wenn nicht vor wenigen Jahren eine Ausnahme constatiert wäre. Amerikanische Weichschildkröten (*Amyda mutica* und *Aspidonectes spirifer*) verbleiben gewöhnlich sehr lange (bis zu 10 Stunden) unter Wasser, »wobei sie regelmäßig, etwa 16 mal in der Minute, Mund und Pharynx abwechselnd mit Wasser füllen und wieder entleeren durch Bewegungen des Hydroidapparates, ganz ähnlich den entsprechenden Bewegungen bei Fischen. Die Schleimhaut des Pharynx ist dicht besetzt mit fadenförmigen Fortsätzen, welche den Zotten eines Säugetierdarms ähnlich aussehen. Besonders zahlreich sind dieselben längs der Hyoidbögen und rings um die Glottis. Sie enthalten reichliche Blutgefäße.« Durch Gasanalysen ist erwiesen, dass sie zur Wasseratmung dienen, und dass diese viel weniger durch die Haut geschieht. (Sollte der bekannte Besatz des Schildkrötenschlundes mit Papillen ursprünglich auf solche Einrichtung hinauslaufen?). »Auch bei manchen hartschaligen Schildkröten (*Chelydra* und *Chrysemys*) sieht man ähnliche Bewegungen des Hydroidapparates sowie Einströmen und Ausströmen von Wasser durch die Nasenöffnungen, wenn die Tiere unter Wasser sind.« Sind sie auf dem Lande, so dienen diese »nuckelnden« Bewegungen, wie beim Frosch, zum Hinterdrücken der Luft in die Lungen, da beiden Tierformen die Beweglichkeit des Brustkastens fehlt. Freilich scheint mir, dass sie wesentlich unterstützt werden durch Ein- und Ausziehen der seitlichen Bauchhaut in den Weichen, deren fast regelmäßiges Spiel man leicht an einer auf dem Rücken liegenden *Emys* beobachtet; der Anteil, welchen unser Zwerchfell an der Respiration nimmt, ist hier der äußeren Haut übertragen. Übrigens sollen auch beim Hunde, Kaninchen und Menschen (Garland Rosenthal) solche Pharyngealatmungsbewegungen bei drohender Asphyxie vorkommen. Und unser tiefes Gähnen bei Ermüdung ist wohl noch als ein Luftschnappen bei Sauerstoffmangel zu deuten, eine Erinnerung an alte Zeiten, als die Luftatmung noch nicht automatisch geregelt war (265).

Wasser durchzumachen oder irgend einen Teil des Lebens in diesem zuzubringen, aufgehoben. Weitere Umwandlungen der Entwickelung vollziehen sich vorwiegend in einer Richtung, der der **Brutpflege**, bei Ovoviviparität. Unter den Reptilien sind lebendiggebärende keine Seltenheit, sie schützen die Eier länger im Mutterleibe; notwendig aber wird solche Brutpflege bei Tieren, die sich ans Wasserleben rückwärts angepasst haben und die Eier nicht am Lande ablegen, wie die Ichthyosaurier und die recenten Hydrophiden oder Seeschlangen, sie waren oder sind lebendiggebärend, von anderen Formen, wie dem marinen schlangenähnlichen *Mosasaurus* von 70 Fuß Länge lässt sich das Gleiche wohl vermuten. In vielen Fällen scheint das Zurückhalten der Eier im Mutterleibe bloß als erhöhter Trockenschutz zu dienen. O. Böttger wies kürzlich darauf hin, dass die Wüstenreptilien ihre Eier entweder tiefer im Boden bergen, wie die turkestanische Landschildkröte, oder wahrscheinlich der Mehrzahl nach lebendiggebärend sind (266).



Fig. 210. *Hatteria punctata* Gray. (Aus Hayek.)

Trotz solcher Möglichkeit, ohne Wasser-

ansammlungen auszukommen, scheinen doch die Kriechtiere noch in hohem Maße nicht nur wärme-, sondern auch feuchtigkeitsbedürftig. Und wenn sie auch vom Wasser schon während ihres wunderbaren mesozoischen Aufblühens sich weiter zu entfernen vermochten, als die Amphibien, so waren sie doch wohl nicht im Stande, in Steppe und Wüste vorzudringen, wie ebenso kletternde Formen mit Sicherheit kaum nachgewiesen sind, von den Fliegern abgesehen. Umgekehrt wogen Meerestiere unter ihnen weit mehr vor, als in der Gegenwart, welche in ihren marinen Ablagerungen nirgends einen solchen Reichtum von Seeschildkröten oder -schlangen einbetten wird, wie er frühere Schichten, besonders den Lias und Jura, kennzeichnet. Die Sauropterygier, Nothosaurier und Plesiosaurier, die Pythonomorphen, mit dem genannten *Mosasaurus* u. a., die alten Crocodile waren zum großen Teile marin, die Ichthyosaurier ausschließlich. Sodann aber hatten viele in der Secundärzeit eine nackte Haut, wenigstens kaum mit Andeutungen zarter Beschuppung, wie bei der Ichthyosaurierflosse (267. 268), eine Thatsache, die vielleicht ebenso viele Schwierigkeit für die Construktion des Stammbaumes und für die Trennung der früher als Kriechtiere zusammengefassten Amphibien und Reptilien machte, als sie den Beweis liefert, dass ihnen Feuchtigkeit ein Bedürfnis war; die sämtlichen Pterosaurier oder Flugechsen, mit den Pterodactylen, Rhamphorhynchen und dem bis zu 22′ klafternden nordamerikanischen *Pteranodon*, müssen, da sie keinesfalls ein Schuppen- oder Federkleid besaßen, noch auch Dickhäuter sein konnten, auf ein ebenso warmes als feuchtes Klima angewiesen gewesen sein, wohl ein Grund mehr, der bei auch nur localen Veränderungen ihr Aussterben beschleunigte. Selbst die riesigen Panzerechsen oder Stegosaurier mit ihrer knöchernen Hautbewaffnung, zwar Landtiere, welche die heutigen Riesen, die Pachydermen, an Höhe noch übertrafen, werden, schon wegen

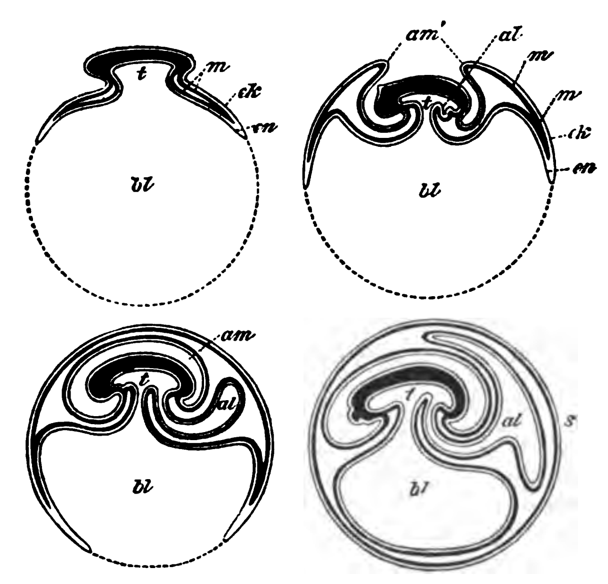


Fig. 211. Entstehung der Embryonalhüllen eines Amnioten. *ek* Ekto-, *en* Ento-, *m* Mesoderm, *am* Amnion, *am'* Falten, aus denen Amnion und seröse Hülle (*s*) entstehen, *al* Allantois, *bl* Nahrungsdotter, *t* Darm. (Nach Boas.)

des zur Ernährung benötigten Pflanzenwuchses, nur in feuchttropischen Niederungen ausgehalten haben.

Unter den lebenden vier Ordnungen sind diejenigen, bei denen sich, wie bei den Stegosauriern, Cutisverknöcherungen an der Hautbedeckung beteiligen, am meisten aufs Wasser angewiesen, die Krokodile und die Schildkröten (nur einige Landschildkröten dringen auch bis in die Wüste vor), erst die, bei denen allein die Oberhautschuppen den äußeren Schutz abgeben, die Echsen und Schlangen, welche mit der Zunge den Tau auflecken und in Wüsten sich wohl mit dem Feuchtigkeitsgehalt ihrer Beutetiere allein begnügen, tragen mit vielen charakteristisch umgebildeten Arten zur Belebung der ödesten Landstriche bei. Ihre Schuppen werden beim Aufenthalt in der Wüste besonders hart oder hervorstehend.*) Die größten lebenden Kriechtiere sind durchweg ans Wasser gebunden, die Riesenschildkröten, die Krokodile und die Riesenschlangen. Unter den Schildkröten zwar haben wir auch riesige Landformen, die fossile *Colossochelys*, ein Ungetüm, weit über modernes Maß hinaus, und die Elefantenschildkröten; diese aber beschränken sich doch auf ozeanische Inseln (Galapagos, Rodriguez etc.), zudem trinken sie, wenn auch nur selten, dann so viel, dass ihr Magen, worin das Wasser sich hält, weit gedehnt wird. Von Schlangen wird wohl auch die Boa noch in wüster Einöde groß; doch die Ausnahmen können die Regel nicht umstoßen. Anakonden (in den Llanos) und Krokodile verfallen bei Trocknis in Schlaf, im Boden, anfangs im Schlamme vergraben. Auch sonst zeigt sich an vielen tropischen das Feuchtigkeitsbedürfnis im Trockenschlaf, in Südamerika z. B. am Teju. Die massenhaften australischen Giftschlangen verfallen durchweg in eine solche Starre, vom März bis September. Ob man hier vom Winterschlaf reden kann? Dass die Kälte die Reptilien zur Erstarrung bringt, ist allgemein bekannt, unsere kleine Bergeidechse, *Zootoca*, die im Gebirge bis 9000′ aufsteigt, verschläft bei Archangel neun Monate des Jahres.

Das bringt uns auf die Wärme. Allen Kriechtieren ist sie in hohem Maße erforderlich; auf Sicilien traf Duméril die griechische Landschildkröte so von der Sonne durchglüht, dass er die Hand nicht darauf legen

*) »Eine harte, wenig empfindliche Schilder- und Schuppenbekleidung ist zweifellos gegen alle Unbilden der Witterung ein sehr geeignetes Schutzmittel. Und so finden wir denn auf der einen Seite die turkestanische Landschildkröte, auf der anderen *Agama* und die Sandviper, ja auch *Gymnodactylus caspius* und *Fedtschenkoi* ordentlich mit einem Panzer trockener und sehr widerstandsfähiger Schuppen, »Schilder« gedeckt, die den betreffenden Trägern im Kampf gegen Hitze und Dürre von großem Vorteil sein müssen. Der Wundergecko (*Teratoscincus scincus*) hat gar einen Kürass von Cycloidschuppen, ähnlich den Schuppen eines Weißfisches, angelegt, eine Eigentümlichkeit, die er in der ganzen großen Familie der Geckoniden allein mit den gleichfalls wüste Gegenden bewohnenden afrikanischen Gattungen *Geckolepis* und *Homopholis* teilt« (266). Die Beziehung zu den Stegocephalen scheint auf der Hand zu liegen.



konnte; alle werden durch die Wärme belebt. Hier liegt ein Punkt vor, an dem vielleicht eine starke Disharmonie mit den Anschauungen mancher modernen Geologen hervortritt, wenn man die Erdwärme früher, während der organischen Entwickelung nicht wesentlich höher annehmen will als jetzt. In der Secundärzeit lebten riesige Reptilien in Europa (Deutschland, England), in Nordamerika unter Breitengraden, deren heutige mittlere Jahreswärme kaum noch genügen würde, derartige Ungeheuer zu züchten, auch wenn man die anscheinend unbegrenzte Lebensdauer der Kriechtiere mit Nachdruck in die Wagschale legt. Man wird bei ihnen kaum eine erhöhte Anpassungsfähigkeit an niedrige Temperaturen annehmen können. Wahrscheinlich ist man berechtigt, von der Untersuchung mesozoischer Ablagerungen in den Tropen noch die merkwürdigsten Aufschlüsse zu erhoffen.



Fig. 212. *Phrynocephalus Raddei*. Sandfarben. Die Schulterflecke sind himmelblau mit karminrot. (Nach Böttger.)

Dass übrigens auch die Wärmeliebhaberei ihre Grenzen hat, beweisen die Wüstenbewohner, die, auch von Gruppen, welche sonst Tagtiere sind, nocturn geworden sind und sich am Tage verbergen. Viele von ihnen sind besonders gut zum Graben befähigt, entweder durch starke Krallen (Landschildkröte, *Testudo Horsfeldii*, Wüstenwaran, *Agama*, *Phrynocephalus* u.a.), oder durch die eigens dazu umgebildete Schnauze (manche Schlangen); andere verstehen sich durch schiefgestellte Schuppen, seitliche Fransen etc. Sand aufzuschaufeln (Sandviper, *Phrynocephalus*). Ähnliche Wüsteneinrichtungen liegen in allerlei Zehenverbreiterungen, platten Schuppen u. dergl., um das Einsinken in den Sand zu hindern, und vor allem in erhöhter Schnelligkeit (schlankem Bau, verlängertem Schwanze bei Echsen und Schlangen), um der zeitweiligen Hungersnot entgehen zu können (266).

Im Allgemeinen ist eine derartige maximale Steigerung des Landlebens bei den Reptilien doch nur von einem geringen Bruchteil erreicht. Ein sehr hoher Procentsatz geht noch ins Wasser, oder liebt feuchte Wohngebiete. Alle Reptilien wissen sich im Wasser zu benehmen, selbst die plumpen Landschildkröten, die wie Steine auf den Grund gehen; sie laufen am Boden hin, und das geringe Atembedürfnis erlaubt ihnen lange Zeit unter der Oberfläche auszuhalten, so gut wie *Amblyrhynchus cristatus*, der Höckerkopf, von den Galapagos, oder *Iguana tuberculata*

gelegentlich eine Stunde unter Wasser bleiben (vergl. die Anm. S. 367) (337). Schlangen und Echsen schwimmen durch Schlängelungen des Leibes, die Ringelnatter taucht, indem sie gleichzeitig die Luft aus der Lunge stößt.

Ins Meer gehen außer Seeschildkröten und -schlangen als normalen Bewohnern mit Kielschwanz auch Vertreter aller vier Ordnungen gelegentlich. Unter den Krokodilen scheinen es nur die Kaimans zu meiden. *Crocodilus acutus* schwimmt bis auf die hohe See hinaus, wie die Krokodile der Vorzeit, *biporcatus* in Südasien scheut das Salzwasser nicht, auch von der Kongomündung giebt Hesse die gleiche Beobachtung an. Dort geht auch eine Flussschildkröte, *Sternothaerus Derbyanus*, ins Brackische. Von den Echsen ist *Amblyrhynchus*, der sich bei Verfolgung aufs Land flüchtet, bereits erwähnt, Darwin's Schilderungen sind ja bekannt genug. Selbst die Brillenschlange, *Naja tripudians*, schwimmt ins Meer hinaus, wie sie denn einst an der Ankerkette eines Seeschiffes emporklomm. Auch *Tropidonotus tesselatus*, die Würfelnatter, jagt an der dalmatinischen Küste in Salzwasser. Die Warzenschlangen, *Acrochordus*, finden sich in Südostasien auf dem Meere so gut wie in den Flüssen, durch einen Kielschwanz zum Schwimmen besonders befähigt. Solchen Ruderschwanz finden wir auch bei Echsen, z. B. Leguanen. Und die Zahl derer, die sich ins Süßwasser flüchten oder freiwillig hineingehen, ist nicht gering. Die Segelechse, *Istiura amboiensis*, stürzt sich erschreckt von den Bäumen ins Wasser. Warans tauchen und schwimmen vortrefflich, *Polydaedalus niloticus*, *Hydrosaurus bivittatus*. Letzterer gehört zu den Tieren, welche, nach Freund Strubell's brieflicher Mittheilung, den wüsten Aschenkegel des Krakatau zuerst betraten, durchs Meer angeschwommen. *Thorictis Dracaena*, eine guianische Ameive, die sumpfige Gegenden bewohnt, legt sich ins Wasser, ohne zu schwimmen. Von den Schlangen braucht man bloß die Ringelnatter und ihre Verwandten zu nennen, die Fische und Frösche fressen; auch Giftschlangen leben ähnlich, die Mocassin- und Lanzenschlange, die australische Schwarzotter, *Trimesurus porphyreus*, schläft selbst gelegentlich auf dem Wasser.

Den Gegensatz zu diesen Hydrophilen, die das Wasserbedürfnis zum großen Teil von früher ererbt, zum geringeren neu erworben haben mögen, stellen nicht nur die erwähnten Wüstenformen vor, sondern ebenso die kletternden, mögen sie, wie viele Echsen mit langem dünnen Schwanze, oder wie die Baumschlangen mit peitschenartig verlängertem Körper sich über Äste und Zweige wegwinden, oder wie die Geckos, jene altertümlichen Nachtformen mit amphicölen Wirbeln, mit Hilfe von aufrichtbaren Haftschuppen an den Zehen sich ansaugend, hurtig selbst an der Unterseite der Äste, der Zimmerdecke der Fliegenjagd obliegen, oder wie *Chamaeleo* und *Phrynocephalus*, mit einem Wickelschwanze, und ersterer mit Kletterfüßen, träge an den Zweigen und Stauden sich halten. Eine besondere Beweglichkeit hat der fliegende Drache erlangt, wenn er die Flughaut zwischen den

verlängerten falschen Rippen als Fallschirm benutzt, von Zweig zu Zweig. Der kletternde *Phrynocephalus* aus der turkestanischen Steppe (s. Fig. 212) verbindet mit dem Wickelschwanze, der ihn zum Anhalten an Pflanzenstengeln befähigt, ein eigenartiges Lockmittel für die Insekten in den blauen und roten Schulterflecken, eine jener Anpassungen, wie sie das Wüstenleben zur höchsten Intensität gesteigert hat.

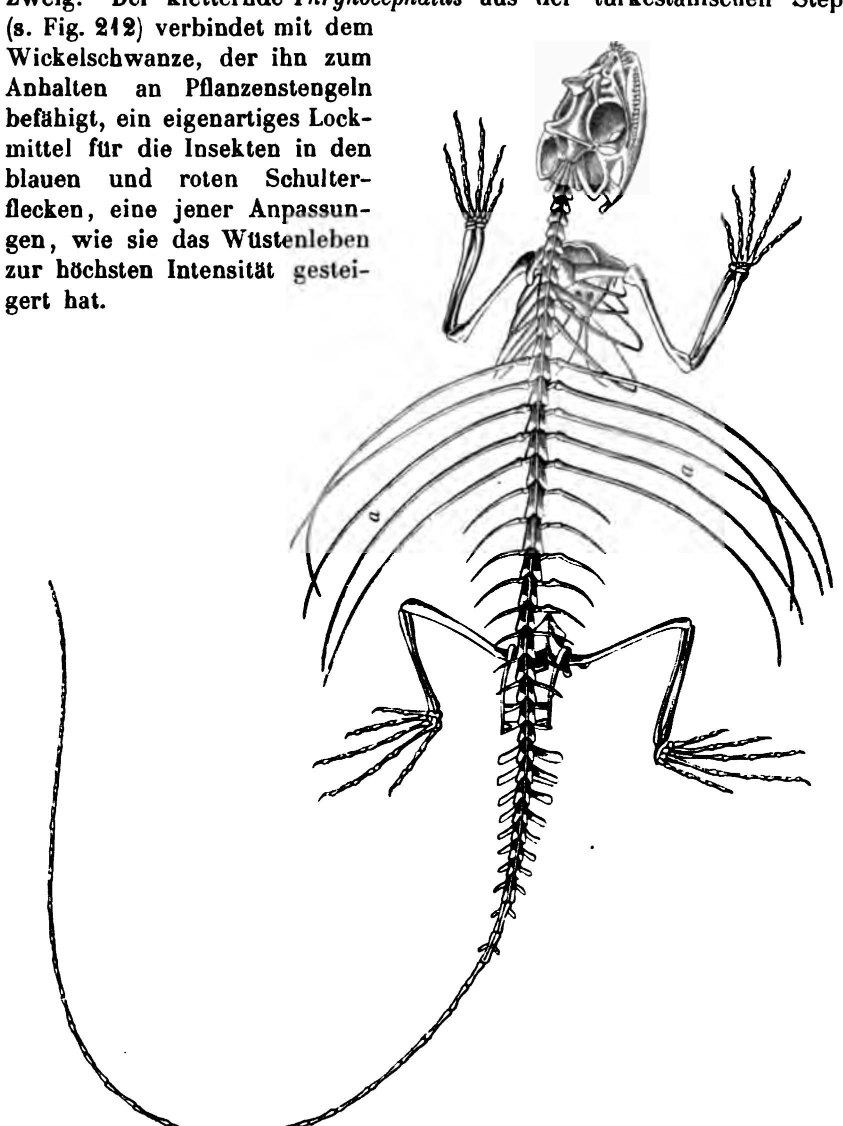


Fig. 213. Skelet von *Draco fimbriatus*. *a* Rippen der Flughaut. (Aus Hatek.)

Ein eigentümliches Schicksal ist es, dass unter den lebenden gerade die fast stabilen Chamäleonten die längsten Beine haben; nächst ihnen wohl die Landschildkröten. Unter den fossilen gingen ja viele der großen Dinosaurier aufrecht auf den Hinterbeinen, sich auf den Schwanz stützend. Doch deuten oft noch Gelenke und starr verwachsene

Wirbel, besonders in der Lendengegend, auf langsam plumpe Bewegungen. Die recenten sind durchweg echte Kriechtiere, die beim Lauf den Bauch auf dem Boden schleifen oder doch nur wenig erheben; der stärkste Ausdruck geschickten Kriechens wurde erst durch die freieren beweglichen zur Stütze gebrauchten Epidermoidalschuppen, ohne Cutisverkalkung, erreicht bei den Schlangen mit ihren Kugelgelenken zwischen den zahlreichen Wirbeln, den vielen falschen Rippen u. s. f.*)



Fig. 214. *Gecko Swinhonis* Günther. (Aus Hayek.)

So ist die Bewegungsfähigkeit der Reptilien allmählich eine ziemlich hohe geworden. Krokodile, wenn sie beim Beginn der Trockenzeit von Lache zu Lache wandern, soll flüchtend ein Reitkameel nicht einholen können. Die Hurtigkeit von Echsen und Schlangen ist bekannt.

Trotzdem ist in Summa die Stabilität der Reptilien eine sehr große; höchstens Seeschildkröten mögen weit durch den Ozean schweifen, Krokodile dagegen hundert Jahre sich auf derselben Sandbank sonnen; sie sind sehr wenig expansionsfähig; auf den Azoren hat *Lacerta Dugesi*, durch Schiffe verschleppt, bei aller Geschwindigkeit sich kaum über die Hafenmauern von Punta Delgada und Terceira ausgebreitet, kein Vergleich etwa mit einer Wanderratte oder einem Zugvogel. Sie werden hierin vielleicht von den Amphibien übertroffen, der einzige Azorenfrosch, *Rana esculenta*, erst im Anfang unseres Jahrhunderts eingeführt, quakt jetzt in allen Pfützen.

Mit den Amphibien teilen manche noch die Zählebigkeit und Regenerationsfähigkeit verlorener Körperteile, wenn auch in beschränkterem Maße; bei unseren Echsen ist die Autotomie des Schwanzes, vom siebenten Wirbel an durch eine schwächer verknöcherte Stelle in der Mitte, die für krampfhafte Contraktionen der Muskulatur den locus minoris resistentiae bildet, unterstützt, zu einem Schutzmittel geworden (269. 270).

*) Die Ringelechsen, ohne eigentliche Schuppen, feuchtigkeitsbedürftig, nach Regenwurmart unterirdisch lebend und nur nächtlich hervorkommend, wie die Amphisbänen, in feuchtem Moos zu versenden, wie *Trogonophis*, sind in Bezug auf Bewegung wieder interessant durch den mexikanischen *Chirotes canaliculatus*, der nur noch Vorderbeine besitzt, wie *Amphiuma* und die Placodermen.

Alle solche Einrichtungen deuten auf noch geringes geistiges Vermögen, die Liebeswerbungen vollziehen sich wohl unter Eifersuchtskämpfen der Männchen, sonst fehlt es an Neigung zu munterem Spiel; Brutpflege tritt ein wenig hervor, Kaimanmütter warten auf das Ausschlüpfen der Jungen, um die Schar ins Wasser zu führen, Riesenschlangen brüten die Eier aus. Die größte Zählebigkeit zeigen die Schildkröten, die ohne Hirn noch lange sich bewegen (sechs Monate?); ja es scheint, als ob die Concentration aller Nerventhätigkeit im Hirn noch weniger scharf sich vollzogen hätte, als bei anderen Wirbeltieren, zumal Homöothermen. Nur so ist es wohl erklärlich, dass beim *Stegosaurus*, im Zusammenhange mit der riesigen Entwickelung der Hinterbeine, das aus vier Wirbeln verschmolzene Kreuzbein eine Neuralkammer enthielt, zehnmal so groß als das winzige Hirn.

B. Die Vögel.

Die große Seltenheit versteinerter Urvögel aus der Sekundärzeit zeigt auf den ersten Blick, dass wir es mit strengen Landtieren zu thun haben, deren Leichen nur durch zufällige Umstände in Schlammablagerungen eingebettet wurden; die zwei Exemplare von *Archaeopteryx*, dem Vertreter der Saururen, sind wohl so zu deuten. Und wenn wir in der nordamerikanischen Kreide zunächst flügellose Schwimmvögel finden ohne Brustbeinkamm, die Knochen noch nicht pneumatisch, die Kiefer voller Zähne (*Hesperornis*), so beweist das wohl, dass schon die alten Odontornithiden in ihren Charakteren sehr weit divergierten, umsomehr als die in denselben Pteranodon-beds gefundenen *Ichthyornis* und Verwandte, gleichfalls bezahnt, gute Flieger waren nach Möwenart. Sollte wirklich das Federkleid ursprünglich als ein Schutz gegen das Wasser entstanden sein? Gerade solcher Divergenz gegenüber wird es unwahrscheinlich, und *Archaeopteryx* (Fig. 215), der noch drei bekrallte Finger trägt, spricht für das Gegenteil. So sind doch wohl die Schuppen auf dem Lande zu Federn ausgewachsen, vielleicht als ein wärmendes Kleid unter rauherem Klima. Oder man könnte an Vergrößerung denken, so dass die erweiterten Schuppen zum Haften und Anstemmen kletternder Tiere behilflich waren, wie bei den Geckonen Schuppenauswüchse nicht nur an den Zehen, sondern auch an den Seiten vorkommen. Die Weiterzüchtung würde immerhin, verbunden mit der Erwerbung der Homöothermie, nur als Kälteschutz, in alter (permischer?) Glacialperiode zu denken sein. Wie viel terrestrische Zwischenformen sind hier verloren gegangen, selbst unter der Annahme relativ lebhafter Umbildung? Vermutlich wurden die verbreiterten Schuppen zunächst als Fallschirm benützt, und beim Schwanz als Steuer, wie beim Eichhörnchen. Oder der Fallschirm (als Rest und Weiterbildung der Wolff'schen Leiste) ist das Primäre, und die allmähliche Ersetzung schwerer Mesodermelemente durch leichtere Ectodermgebilde erhöhte die Flugkraft.

Die tiefgreifenden Umwälzungen, welche die Flugmechanik am Skelet und inneren Bau hervorgebracht hat, sind zu bekannt, als dass sie mehr als einer flüchtigen Erwähnung bedürften. Die Schädelnähte verwachsen früh und zwingen das relativ große Hirn zu genauster Ausnutzung des inneren Schädelraumes. Die leichten, zahnlosen Kiefer haben die Verlagerung des Kauapparats in den Magen möglichst nahe an die durch die Schultergelenke gelegte Axe bewirkt, jene Axe, an welche alle Lasten möglichst herangeschoben werden; bei Körnerfressern kommt noch der Kropf dazu, ebenso nahe. Der lange Hals mit den Sattelgelenken der Wirbelkörper, ein notwendiger Ersatz für den steifen Rücken ohne Lendengegend, das vielwirblige Kreuzbein, der verkürzte Schwanz mit dem aus den Dornfortsätzen verschmolzenen Knochenkamm für den Ansatz der Steuerfedern; die geknickten, ganz knöchernen Rippen mit den Processus uncinati, die den Sauruten noch fehlen; das große Brustbein mit der hohen Crista für die Flugmuskeln, die beiden Schlüsselbeinpaare mit den Fascien dazwischen, zur Vergrößerung jener Fläche, das offene Becken zum Durchtritt der großen hartschaligen Eier, die für das Brutgeschäft aufbewahrt werden müssen, die Verschmelzung des Tarsale, der Metatarsalknochen unter einander, das Heraufschieben der Wade, die Beherrschung der Fußbewegung durch dünne Sehnen, das sind mit der Umbildung der Hand, an der nur der Daumen für die Alula freibleibt und nur gelegentlich, bei *Opistho-*



Fig. 215. *Archaeopteryx.* *c* Carpus, *cl* Clavicula (?), *co* Coracoid, *h* Humerus, *r* Radius, *sc* Scapula, *u* Ulna, *I—IV* Finger und Zehen. (Aus STEINMANN-DÖDERLEIN.)

comus, ein zweiter Fingerrest embryonal sich noch anlegt, und mit der Pneumaticität der Knochen die Hauptmomente, welche den Vogel zur Flugmaschine stempeln. Ob die Luftsäcke, welche schon beim Chamaeleon vorkommen und zu einem schreckhaften Aufpusten gebraucht werden, bei ihrer Füllung mit erwärmtem Gas für die Herstellung eines Luftballons in Betracht kommen, bleibt zweifelhaft; sie mögen die Umlagerung der inneren Organe erleichtern. Dagegen muss wohl die erwärmte Luftschicht, die zwischen dem Körper und den weit abstehenden und doch außen so gut schließenden Conturfedern sich bildet, eher in dieser Hinsicht wirken. Die hohe Eigenwärme aber ist von größter Wichtigkeit, sie hängt mit der völligen Trennung der Herzkammern zusammen, an keiner Stelle mehr im Kreislauf vollzieht sich eine Mischung arteriellen und venösen Blutes. Damit hängt ein lebhafter Stoffwechsel zusammen. Der Vogel ist ganz Bewegungstier geworden, immer unruhig und lebhaft. Die geistige Regsamkeit, eine notwendige Folge, äußert sich am stärksten beim Brutgeschäft und bei allem, was damit zusammenhängt, Gesang, Liebesspiele, Bauten, Prachtentfaltung.

Das Wasserbedürfnis ist oft ein sehr geringes. Unser Kukuk trinkt nicht und badet sich nicht, so lange die Nahrung, wie gewöhnlich, nicht zu trocken ist. Scharr- und Steppenvögel, wie Hühner und Sperlinge, baden sich im Staub, wie der Beduine mit Sand sich wäscht.

Für den Vogel sind die Schranken des Raumes gefallen, horizontal und vertikal. Nicht als ob alle in gleichem Maße solcher Vorteile genössen, die Kolibris der Anden, deren einzelne Arten sich oft auf einen einzigen Bergkegel beschränken, sind vielleicht das stärkste Beispiel dagegen; aber der Raubvogel, der im Nu aus dünnkalter Luftschicht in die warmen und dickeren der Tiefe niederstößt, und die Zugvögel, die, wie etwa unsere Thurmschwalben, in kürzester Frist Zonenbreite durchmessen, ursprünglich wohl durch die Eiszeit zu stärkerer Verschiebung ihrer Wohnsitze gezwungen und später in das alte Areal zurückdringend, sie bilden das Ideal in der Beherrschung des Landes. Auf den entlegensten Inseln, die für Reptil und Lurch unzugänglich sind, lassen sie sich nieder.

Wenige haben das Fliegen verlernt, die meisten, wie die Strauße, oder die subfossilen *Didus*, *Aepyornis*, *Dinornis*, weil das Übermaß der Körperlast zu schwer zu erheben war, andere Landvögel aus unbekannten Gründen, die in der Vielseitigkeit der Lebensbedingungen, bequemer Bodenernährung, Mangel an Feinden, auf Inseln u. dergl. zu suchen sein dürften, so der neuseeländische Eulenpapagei, *Stringops*. Der *Apteryx* stellt vielleicht einen zwerghaften Nachkommen von Riesenvögeln dar, der das Fliegen nicht wieder lernte.*)

*) Die Verbreitung der Laufvögel, die zum guten Teil auf recht entlegene Erdenwinkel sich zurückgezogen haben oder hatten (Madagaskar, Neuseeland etc.), erklärt sich nach HAACKE (271) ähnlich wie bei den Säugern durch die Annahme,



Dazu manche Wasservögel, vor allem die Pinguine. Das bringt uns auf die Frage, ob die Nestflüchter, um den Ausdruck, der freilich sich mit keinem streng systematisch-morphologischen Begriff mehr deckt, noch zu gebrauchen, ursprünglichere Formen darstellen, als die Nesthocker, ob die Megapodiden der malayischen Region, deren Eier in zusammengescharrten Laubhügeln künstlich ausgebrütet werden und deren Junge das Dunenkleid der übrigen bereits so gut wie hinter sich haben, den Ausgangspunkt bilden. Letzteres ist sicherlich nicht der Fall. Und betreffs der Schwimm- und Watvögel ist wohl anzunehmen, dass sie durch Rückanpassung zu verschiedenen Zeiten entstanden. Die Pinguine, die nur zum Brutgeschäft dauernd das Land betreten, sind jedenfalls unter den lebenden die ältesten Wasservögel, ja die ältesten Vögel überhaupt, ihr noch längsgeteilter Metatarsus beweist es. Ihre Flügel, mehr mit Schuppen als mit Federn bekleidet, und die einzigen Ruderorgane bei ruhig ausgestreckten Beinen, haben jedoch sicherlich einst zum Fliegen gedient.

So interessant das übermäßig reich gegliederte Leben der Vogelwelt ist, es lohnt nicht, hier weiter darauf einzugehen, denn die Durchdringung durch das Landleben liegt zu klar auf der Hand. Die Vögel sind die unabhängigsten Beherrscher des Festen und des Luftmeeres darüber. Ein winterschlafender Vogel ist ein Unding, und die Sage von den Schwalben, die im Schlamme den Winter zubringen, ist vielleicht das wunderlichste biologische Märchen, das je von laienhaftem Missverstand aufgebracht wurde.

Vierundzwanzigstes Capitel.

Die Säuger.

Die Haartiere sind nach neueren Ansichten und den berühmten Entdeckungen der Oviparität der Monotremen, bez. der Beschaffenheit ihrer Eischale und dem großen Dotter, aus Reptilien entstanden. Das Auswachsen der Schuppen zu Haaren, verbunden mit einer Einsenkung der Wurzel oder Haarzwiebel in die Haut ist — auch darüber herrscht kaum ein Zweifel — dem Einfluss der Kälte zu danken. Warmblüter, unter dem Schutze des Haarkleides, sind durch ein kaltes Klima herangezüchtet.

dass sie auf der Hemisphäre mit den größten Landmassen, also der nördlichen, entstanden, und dann allmählich von dem Nachschub der höheren Schöpfung nach Süden gedrängt wurden (s. u. Cap. 24).



Schon unter niederen Tieren fehlt es ja nicht an Andeutungen ähnlichen Kälteschutzes durch Hautrauhigkeiten und -behaarung. Unter den Chrysomeliden, die am Tage munter sind, läuft *Hispa atra*, der Igelkäfer, auf sandigen Plätzen und am Fuße von Mauern abends auf den Grashalmen umher. Manche Ameisenweibchen überwintern nicht im Stock, sondern einzeln, und diese Individuen zeichnen sich durch Behaarung aus. Überwinternde Insektenlarven pflegen behaart zu sein, die Gletscherflöhe sind behaart, die Trichopteren und Schmetterlinge und manche andere Beispiele von Asseln, Käfern u. s. w., die, mit rauher Körperdecke, Kälteformen zu sein scheinen.



Fig. 216. *Hispa atra.*

W. Haacke, der erste Entdecker der Thatsache, dass es eierlegende Säugetiere giebt, die *Echidna* nämlich, will die permische Eiszeit für die Entstehung der Säuger verantwortlich machen und den Schöpfungsherd nach dem Nordpol zu verschieben (273). Die Thatsache, dass auch auf der südlichen Erdhälfte eine solche Eiszeit existierte, wenn auch vielleicht nicht genau gleichzeitig, würde wohl den ersten Punkt, den Zusammenhang zwischen Haartierschöpfung und Glacialperiode unterstützen; der Beweis kann nicht ins Einzelne eintreten bei dem Dunkel, das noch über jene alten Zeiten gebreitet ist; wohl aber wird die Verlegung des Bildungscentrums nach dem Norden durch die geographische Verbreitung der Säugetierwelt, zumal der alten, welche Haacke in seinen trefflichen Ausführungen, z. T. Wallace folgend (274 und 275), heranzieht, wesentlich gefestigt.



Fig. 217. *Desoria glacialis.* $^{20}/_{1}$.

Zwar sind die Säuger selbst aus dem Perm nicht bekannt, sondern erst aus der Trias und noch mehr aus dem Jura. Aber die Differenzierung der Gebisse, die im wesentlichen vorliegen, tritt dafür ein, dass ihre Wurzeln weiter zurückverlegt werden müssen.

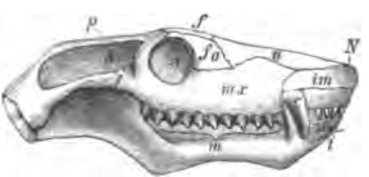


Fig. 218. *Galesaurus planiceps.* *f* Frontale, *fa* Präfrontale, *i* Jugale, *m* Maxillare, *im* Intermaxillare, *p* Parietale. (Nach Steinmann-Döderlein.)

Die säugetierähnlichsten Kriechtiere sind, wenn man von noch älteren Formen zwischen Amphibien und Reptilien (*Palaeosaurus*) absieht, die Pelycosaurier aus dem Perm von Texas und der Trias von Südafrika. Ein Blick auf das Kopfskelet von *Galesaurus* zeigt die Ähnlichkeit mit einem Haarraubtier (Fig. 218). Nur die Molaren sind zahlreicher und gleichmäßiger.

Nur Wirbeltiere mit eigenwarmem Blute sind, wie die heutige geographische Verbreitung der Säugetiere und Vögel, Reptilien und Amphibien lehrt, befähigt, langandauernder Kälte erfolgreich zu wider-

stehen.*) Wenn also die mittlere Temperatur eines Landes beträchtlich sank, so dass Vergletscherung eintreten konnte, so mussten die es bewohnenden alten Reptilien es entweder verlassen oder dem Klima sich anpassen.

»Der erste Schritt zur Entwickelung des Säugetiers, sagt Haacke, aus Vorfahren, die zwischen Amphibien und Reptilien, in Anbetracht der Eibeschaffenheit der Monotremen aber wohl näher den Reptilien zu stellen sind, war die Erwerbung eigner Blutwärme seitens dieser Vorfahren. Dieser erste Schritt zwang die ältesten Warmblüter in der Ahnenreihe des Säugetiers zur Erwerbung eines schlecht wärmeleitenden und deshalb warmhaltenden Haarkleides, dessen Entstehung durch Naturzüchtung wahrscheinlich mit der Erwärmung des Blutes nahezu Hand in Hand ging, wie wir aus der niedrigen Bluttemperatur von *Echidna*, welche schon ein echtes Haartier ist, schließen dürfen. Eigenwarmes Blut konnte nur dann von erheblichem Vorteile für seine Besitzer sein, wenn dieselben gleichfalls ein schützendes Kleid besaßen, das die Wärmeabgabe an die Außenwelt thunlichst einschränkte. Mit dem Haarkleide mussten aber auch Talgdrüsen zur Einfettung der ohne dieselben den Einflüssen der Feuchtigkeit in zu hohem Grade ausgesetzten Haare, mit der hohen Bluttemperatur und dem warmhaltenden Kleide Schweißdrüsen zur Regulierung der Körperwärme erworben werden, so dass wir den Stammvater der Säugetiere als einen Warmblüter ansprechen müssen, dessen Körperwärme durch ein mit dem Sekret von Talgdrüsen eingefettetes und auf diese Weise vor erkältender Nässe geschütztes Haarkleid über eine untere, durch die Verdunstung des Sekretes von Schweißdrüsen unter einer oberen Grenztemperatur gehalten wurde.« Es scheint, dass auch innere gewebliche Veränderungen vom Klima bedingt werden können, größerer Fettgehalt der Muskeln mit höherer Verbrennungswärme und Arbeitsleistung in kühleren Regionen, Fettarmut, aber höherer Wassergehalt, also geringere Arbeitskraft, aber auch geringere Erhitzung in den Tropen (392). Die Eigenwärme brachte die Ursäuger dazu, ihr Ei zu bebrüten; oder vielmehr ein solches Bebrüten musste, wenn es, wie bei manchen Schlangen u. a., eintrat, in kälterem Klima vorteilhaft, erhaltungsmäßig sein für den Bestand der Art, daher es durch Naturzüchtung gesteigert wurde. Für ein Tier, das selbst für seine Nahrung zu sorgen hatte, musste es weiter günstig sein, wenn es das Ei mit sich herumschleppen konnte. Die mit dem Haarkleide entstandene Hautmuskulatur, die bei vielen niederen Säugern, bei *Echidna*, beim Igel u. v. a. zu großer willkürlicher Selbständigkeit entwickelt ist, gab vielleicht den Anlass dazu**); aus den Hautfalten, die zuerst das Ei fassten, wurde ein Brutbeutel. Beim

---

*) Die beste Darstellung der Wärmeökonomie findet sich wohl in dem Buche von Bergmann und Leuckart (276), das bis jetzt noch immer der sicherste Führer bleibt für die Beurteilung biologischer Fragen.

**) Auch bei Amphibien scheint kräftige Hautmuskulatur gelegentlich vorzukommen. Kobert schließt, dass Kröten früher das Gift ihrer Hautdrüsen willkürlich auszuspritzen im Stande waren (393).



Ameisenigel ist er so groß, dass er eine Herrenuhr aufnehmen kann. Die Temperatur während des Bebrütens ist höher als die der Umgebung. Nach dem Ausschlüpfen des Jungen vergrößert er sich mit diesem; später bildet er sich wieder völlig zurück. Das ausgeschlüpfte Junge begann an der Haut zu lecken, zunächst den flüssigen Schweiß, dann mehr das Sekret der Talgdrüsen, aus denen die Milchdrüsen sich bildeten.



Fig. 219. *Echidna*, von unten. Mit dem Brutbeutel. (Nach HAACKE.)

»Wie ein Junges, sagt derselbe Forscher weiter, der australischen Stummelechse (*Trachydosaurus asper*), das unmittelbar nach seiner Geburt seine nassen Embryonalhäute und den Rest seines Dotters verschlang, mich gelehrt hat, können junge Reptilien schon gleich nach der Geburt Hunger und Durst empfinden und zu stillen suchen. Reptilien-

artig in Bezug auf die Nahrungsaufnahme waren aber auch die im Beutel geborenen Jungen der Urhaartiere. Ist es darum, da sie ohnehin schon der Wärme wegen gerne längere Zeit im Brutbeutel geblieben sein werden, zu verwundern, wenn diese Jungen das von ihnen vorgefundene Sekret der Hautdrüsen des Brutbeutels, das hier nicht so schnell verdunsten konnte wie am übrigen Körper und sich besonders in den engen

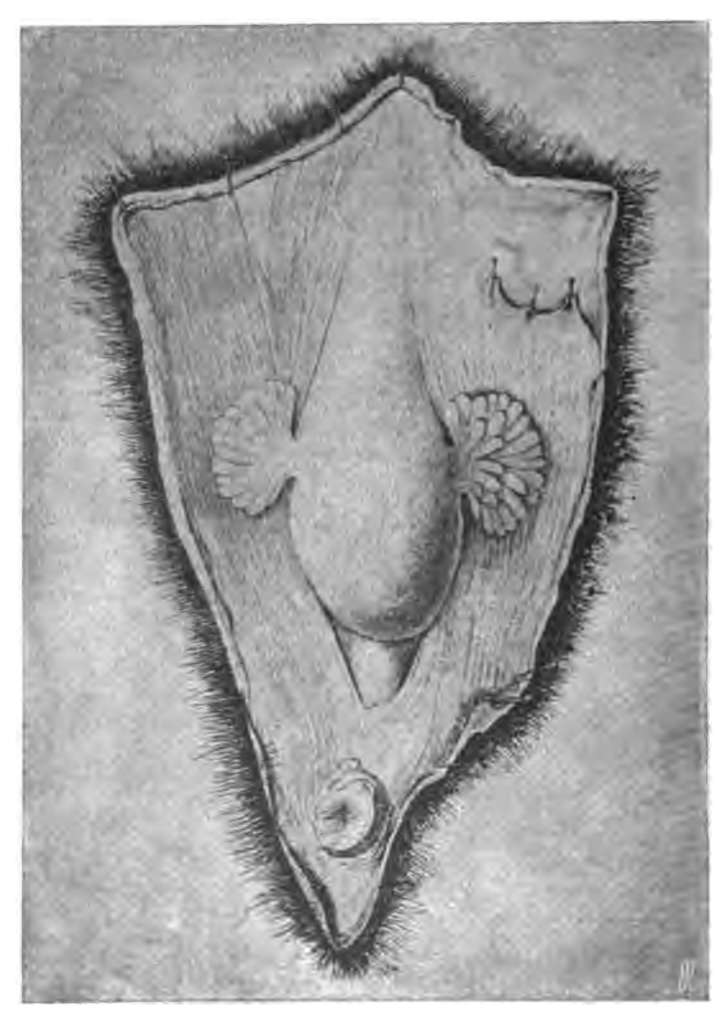


Fig 220. *Echidna.* Brutbeutel mit den Milchdrüsen von innen. (Nach HAACKE.)

seitlichen Falten des Brutbeutels ansammeln musste, aufleckten? Thaten sie aber solches, so ist die Entstehung von Mammardrüsen und ihre Localisation an bestimmten Körperstellen erklärt.«

Auf diese Weise kann man sich gewiss leicht die Entstehung von Beuteltieren aus Urhaartieren vorstellen, indem das Ei länger im

Innern der Mutter verblieb und das Junge lebendig zur Welt kam. Auch die allmählich dazutretende innere Brutpflege*) mit einer Placenta und Ernährung des Eies durch das mütterliche Blut bietet um so weniger auffälliges, als solche bereits bei Haifischen vorkommt, der Viviparität vieler anderen niederen Vertebraten nicht zu gedenken. Schwerer ist es aber vielleicht, sich klar zur machen, wie der Beutel wieder zurückgebildet wurde bei Tieren, welche das Junge im Mutterleibe austragen. Denn die Marsupialien haben seine Entwickelung gesteigert und ihn durch besondere Knochen gestützt, um unvollkommen geborne Junge darin bis zu völliger Ausbildung zu beherbergen; der Beutel entsteht nicht erst mit der Frucht, sondern diese wird z. B. von der Känguruhmutter mit den Lippen hineinpracticiert (277). Man müsste also annehmen, dass die Vorfahren sämtlicher Säuger als Nachkommen jener Urhaartiere Beuteltiere geworden seien, die später erst mit immer stärkerer Verlegung der Brutpflege in den Uterus das Marsupium wieder rückbildeten. Jedenfalls hat die Bestimmung der Stufe, auf der dieser Process eintrat, ihre Schwierigkeit; er begann vielleicht schon früh genug; denn bei niederen Säugern, wie den Mäusen, Hamstern etc., kommen die Jungen zwar nackt und mit geschlossenen Augen zur Welt, werden aber anstatt im Brutbeutel in einem warmen Lager behütet.

Eine andere Schwierigkeit liegt, wie mir scheint, in der merkwürdigen Erscheinung des Winter-, selbst des Sommerschlafs bei manchen Sängern, ersterer verbunden mit starker Erniedrigung der Körpertemperatur. Winterschläfer sind eben nicht homöotherm, sondern verhalten sich wie Reptilien. Solche aber finden sich vor allen Dingen unter den niederen, bz. altertümlichen Gruppen, der Insektenfresser *Centetes* auf Madagascar hält Sommerschlaf (s. Cap. 3), namentlich viele Nager schlafen bei Kälte ein, unter ihnen aber ist keiner aus der modernsten Gruppe, der der Läufer oder Hasen. Die Fledermäuse, die leicht ihren Ort wechseln können und doch nicht nach Art der Vögel in wärmere Länder ziehen, beweisen wohl, dass nicht der Nahrungsmangel, woran man etwa beim Murmeltier denken könnte, nachträglich die so merkwürdige Erscheinung veranlasst hat. Der Bär allein macht vielleicht eine Ausnahme, denn die Ursiden sollen erst ziemlich spät aus Hunden entstanden sein. Doch scheint sein Schlaf, der auch nur bei strenger Kälte und in nordischem Klima eintritt, in der Gefangenschaft aber ohne jeden Schaden unterbleibt, weniger tief zu sein. Wenn die Bären wirklich so junge Säuger sind, darf man auch diese Lücke durch einen Rückschlag ausfüllen? Dem sei wie ihm wolle, die Erscheinung des Winter- und Trockenschlafs scheint zu beweisen, dass die Homöothermie selbst von vorgeschritteneren Haartieren nur sehr allmählich erworben wurde.

Sicher ist, dass die jetzigen Vertreter der Monotremen den Urformen

*) »An einem Ei von *Phascolarctos* fand Caldwell eine durchscheinende dünne Schalenhaut« (339).

nicht mehr gleichen; am ehesten noch *Echidna*; das Schnabeltier, bei dem ja jetzt die jugendlichen Zähne vor den Hornscheiden nachgewiesen sind, ist zum mindesten weit umgebildet (278). Die Beuteltiere sind gleichfalls eine für sich weit differenzierte Gruppe. Wenn man die Insektenfresser als die altertümlichste Ordnung betrachtet, deren jetzige Glieder so verschieden sind unter einander, als über den Erdball hier und dort verstreut, so müssen sie eine wunderbare Mannigfaltigkeit besessen haben in der Vergangenheit. Der Stammbaum, den Steinmann und Döderlein aufstellen, leitet, wiewohl fraglich, auch die Edentaten durch Vermittelung der Calamodontiten von ihnen ab. Bei ihnen aber finden wir unter den lebenden Loricaten (Gürtel- und Schuppentieren) noch ein echtes Hautskelet. »Es bildet hier einen aus fünf beweglich unter einander verbundenen Platten componierten Rückenschild; die eine Platte deckt den Kopf, die andere den Hals, eine dritte die Schultern, eine vierte und fünfte die Rücken-, Becken- und Lendengegend. Auch Schwanz und Gliedmaßen können von unvollständigen Knochenringen und Platten bedeckt sein« (Wiedersheim). Fossile Riesen, wie sie Südamerika aufbewahrt hat, waren z. T. von einem gewaltigen, unbeweglichen, aus polyedrischen Knochenplatten gebildeten Panzer bedeckt (Fig. 221). Liegt es nicht doch näher, an eine direkte Abstammung von gepanzerten Reptilien zu denken? (367)

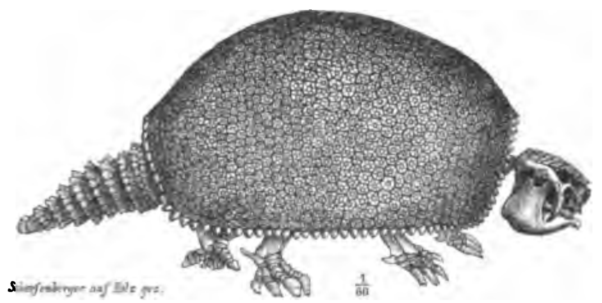


Fig. 221. *Glyptodon reticulatus.* Pampasformation. (Aus Steinmann-Döderlein.)

Die Hauptentwickelung der Säugetierwelt auf der Erdhälfte, welche durch das Vorwiegen des Landes gekennzeichnet ist, ja die weitere Verschiebung des Entstehungsherdes nach Norden, zum mindesten eine Wanderung der niederen Säugetierordnungen von Nord nach Süd, in der Weise, dass die früher existierenden von den später entstehenden und höher organisierten aus dem alten Herde weggedrängt wurden, wenn sie sich nicht durch eigne vorteilhafte Anpassungen zu erhalten wussten — solche Entwickelung wird durch die geographische Verbreitung der meisten Säugetierordnungen wahrscheinlich gemacht. Am klarsten ist es wohl bei den niederen, von denen Haacke eine Übersicht gegeben hat (s. u.). Doch braucht man, wie wir sehen werden, dabei nicht stehen zu bleiben. Vorausschicken wollen wir, dass man keineswegs dieses nördliche Centrum sich dauernd so kalt oder gemäßigt, wie es jetzt ist, denken darf. Sondern wie gegenwärtig unter denselben Breiten sehr verschiedene klimatische Bedingungen herrschen, (indem vor allem der Golfstrom ein Wärmegebiet weit nach Norden hin

vorschiebt), so hat man sich auch mindestens unter der Breite von Mitteleuropa noch zeitweilig eine Temperatur zu denken, welche die Schöpfung von Halbaffen ermöglichte.

Unter solchen Voraussetzungen mussten die Tiere, wenn sie nach Süden gedrängt wurden, notwendigerweise entweder schließlich an den Südspitzen der Continente anlangen, oder sich auf südwärts vorspringenden Halbinseln wie in einer Sackgasse verfangen.

In der That sprechen viele Beispiele von Versprengungen einzelner Südformen, deren Verwandte und Vorfahren sich fossil weiter nordwärts verbreitet finden, genau für einen solchen Hergang, sobald man nur einige relativ unbedeutende Landbrücken zwischen jetzigen Inseln und Continenten annimmt. Haacke stellt diese südwärts gerichteten Landzipfel vom vierzigsten Nordbreitengrade etwa an folgendermaßen zusammen:

Im äußersten Südosten der Inselcontinent Neuseelands, dann Neuholland, Neuguinea mit den übrigen papuanischen Inseln, die ostindischen Inseln von Sumatra bis zu den Philippinen, Hinterindien mit Malakka, Vorderindien mit Ceylon, Madagascar als ehemaliger, Mosambik und das Somaliland als heutige Südostzipfel von Afrika, das Kapland der Südzipfel, »ein südwestlicher Zipfel scheitelt sich zu in der Sierra Leone.« Südamerika, besonders sein Südende; die Antillen als Reste eines früheren Südostzipfels Nordamerikas, jetzt Florida, das südliche Californien ein Südwestzipfel.

Dazu die Verbreitung der Monotremen, Marsupialien, Lemuroiden, Edentaten und Insectivoren.

Die Monotremen auf Neuguinea, Neuholland und einigen südlichen Inseln; vielleicht dazu ein angeblich otterähnlicher Säuger auf Neuseeland, dessen man noch nicht habhaft werden konnte. Alle diese altertümlichsten nur von der Osthälfte, also am weitesten verdrängt. Auch jenes, wie es scheint, allerälteste lebende Haartier (281), von dem ein einziges Exemplar in defektem Zustande nach Adelaide gelangte, lebt wenigstens in Neuhollands Osthälfte.*) Maulwurfartig, die Augen unter der Haut verborgen, mit eigentümlichen Grabfüßen, scheint es zu den Monotremen zu gehören, das Gebiss aber verweist es auf Amphitherium zurück, das mit Ichthyosauriern und Plesiosauriern zusammenlebte. — Die Beuteltiere sind beschränkt auf Neuholland und seine Inseln, auf Südamerika und zwei Zipfel Nordamerikas, *Didelphys virginiana* auf den in die Halbinsel Florida auslaufenden Zipfel, *D. californica* entspricht seinem Namen. Die amerikanischen Beutler stehen, mit stets vorhandenen fünf Zehen, der Urform näher, als die Australier, die mehr umgebildet sind, auf längerer Wanderung. — Die Halbaffen mit ihren

*) Nach Zietz, dem ersten Beschreiber, muss es äußerst selten sein. »Nach Erkundigungen bei den dortigen Natives konnte sich nur eine alte Eingeborenenfrau erinnern, das Tier vor vielen Jahren ein einziges Mal gesehen zu haben.« Inzwischen scheint Aussicht geworden, mehr von dem Tiere zu erfahren.

vier Familien entsprechen ganz der Theorie.*) Der Flattermaki, *Galeopithecus*, bewohnt Malakka und die ostindischen Inseln, ebenso der Gespenstaffe, *Tarsius spectrum*, der seltsame *Chiromys* oder *Aye-Aye* Madagascars, die Lemurinen ebenfalls zumeist Madagascar, doch sind aus dieser Familie die Plump- und Schlankloris, *Nycticebus* und *Stenops* in Südostasien zu Hause, der Potto, *Perodictius potto*, in der Sierra Leone, der Bärenmaki, *Arctocebus*, in Alt-Calabar, nicht weit davon. Nur die Galagos sind etwas weiter verbreitet, von Fermando Po bis Sansibar und Natal. — Die bekannte Verbreitung der Edentaten in Südamerika, Afrika, Ostindien mit seinen Inseln reiht sich an. — Unter den Insektenfressern sind Spitzmäuse, Igel und Maulwurf durch die Behendigkeit; das Stachelkleid und die unterirdische Lebensweise wohl geschützt und haben sich in dem weiten Gebiet ihrer Urheimat gehalten. Von den übrigen aber sind die Macrosceliden oder Rohrrüssler bis auf eine algerische Art Südafrikaner, *Petrodromys* und *Rhyncocyon* beschränken sich mit je einer Art auf Mozambique, die Tupaiiden sind indomalayisch; von den Centetiden lebt *Centetes* auf Madagascar, *Solenodon* auf Haiti. Die Potamogaliden sind auf Westafrika, die Chrysochloriden auf Südafrika zurückgedrängt; die letzteren bewohnen das Kapland, eine Art reicht bis Mozambique. — Die Nagetiere als alte Ordnung sprechen deshalb viel weniger mit, weil sie eine reiche und vorteilhafte Differenzierung aufweisen. Immerhin kann man die Hasen heranziehen, *Lepus* erscheint in Nordamerika im Miocän, in Europa und Indien erst im Pliocän. (Für die Ableitung der niederen Säuger vergl. auch Fleischmann. 279).

Zweifellos lässt sich vieles andere gleichfalls hier verwerten, wenn auch nicht insoweit, dass es sich um Verdrängung bis in die letzten Continentalzipfel handelt, so doch um die Straßen, auf welchen die Tiere in die jetzigen Wohngebiete gelangten, die Affen der neuen und alten Welt müssen wohl die gemeinsamen Vorfahren weiter nördlich gehabt haben, die Pferde sind nördlich entstanden, vielleicht diphyletisch in Amerika und Europa, jetzt liegt das Hauptgebiet in Afrika südlich der Sahara. Ähnliches gilt von den Wiederkäuern, welche erst spät nach Afrika einwanderten, um dann hier sich in rapider Weise zu differenzieren, u. s. w. Am interessantesten sind vielleicht die Seesäuger, deren Verbreitung auf die Behringsstraße (natürlich nicht in engster Beschränkung) als Schöpfungsherd hinweist (nach den Ausführungen von Rodler und Balkwill) (280).

Wale giebt es in allen Meeren, doch fehlen die Bartenwale den Tropen. — Die Sirenen oder Seekühe sind Küstenbewohner, deren beide lebenden Gattungen *Manatus* und *Halicore* auf die Küsten des südatlantischen und indischen Ozeans sich beschränken. Die erst vor Kurzem ausgerottete *Rhytine* aber haust im Behringsmeer. — Von den Flossenfüßern ist das Walross arktisch-circumpolar; im Osten

*) Damit wird selbstverständlich die Hypothese eines Lemurien als eines im Areal des indischen Ozeans gelegenen, untergegangenen Continentes überflüssig.

Amerikas geht es bis zur Hudsonsbai und in den pacifischen Gewässern bis zu den Aleuten, früher jedenfalls weiter südlich. Ohrenrobben fehlen im ganzen atlantischen Ozean. Scharf nach Arten sondern sie sich an den Küsten des nördlichen Stillen Ozeans und in den antarktischen Gewässern, auch an der Südspitze von Amerika; westlich finden sie sich auf Neuseeland. Seehunde giebt es in allen Meeren der gemäßigten und kalten Zonen. Von Norden reichen sie bis in die Breite von Californien und Westindien, auch ins Mittelmeer dringen sie ein. Von der antarktischen See gehen sie nordwärts bis Peru.

Demnach ist die Beringsstraße das Verbreitungscentrum.*) Hier nur kommen Walross, Ohrenrobben und Phociden zusammen vor, dazu früher *Rhytine*. Von hier sind das Walross und gewisse Phociden durch die arktische See in den atlantischen, andere in den stillen Ozean der amerikanischen Küste entlang gegangen, z. T. um das Kap Horn herum bis zum Golf von Mexico, zum Teil in den südlichen indischen Ozean, dessen nördlicher Abschnitt überhaupt keinen Flossenfüßer enthält. Keine Art ist an die Ostküste Afrikas, nach Indien oder dem malayischen Archipel gelangt. Ein anderer Zweig ging von der Behringsstraße nach Japan und China. Die Besiedelung des südlichen stillen Ozeans, der Küsten von Australien und Neuseeland, ist in Bezug auf den Ursprung, ob vom Cap Horn aus oder von Japan, noch dunkel.

Sehr merkwürdig ist es gewiss, dass an jenem Verbreitungsherd noch eine andere, jedenfalls jüngere, zum mindesten viel weniger von Landtieren abweichende Form von Seesäugern haust, *Enhydris* oder der Seeotter.

Der Wettbewerb mit den Kriechtieren um die Herrschaft musste mit der allmählichen Erwerbung der Homöothermie da immer mehr zu Gunsten der Ursäuger ausschlagen, wo eine Ungleichmäßigkeit des Klimas, sei es durch zeitweilige Trockenheit oder Kälte, die Reptilien für diese Periode lahm legte, die Säuger aber auch zu ihrer Ausnutzung immer mehr befähigte. Solche Ungleichmäßigkeit ist aber das Charakteristische am Continentalklima, daher schon aus diesem Grunde die Continentalmassen der Nordhemisphäre, welche durch ihren Winter die Reptilien zurückdrängen, für die Säugetierschöpfung die geeignetsten Strecken bilden. Schutz gegen Wechselklima ist eben da erzeugt worden, wo solches am stärksten ausgesprochen ist, mag man nun durch etwaige klimatische Schwankungen dasselbe etwas gegen den Nordpol hin sich verschieben oder mit der jetzigen nördlichen gemäßigten Zone, soweit sie längere Temperaturerniedrigung unter Null hat, zusammenfallen lassen.

---

*) Auffallend ist als Parallele der hohe Procentsatz von Sumpf- und Schwimmvögelfamilien, die in der arktischen Zone ihren Ursprung und ihr Verbreitungscentrum haben, die Laridae, Anatidae, Anseridae, Charadriidae, Scolopacidae, Alcidae, Colymbidae und Mergidae. Von strengen Landvögeln stehen ihnen nur die Tetraoniden gegenüber (822).

Dennoch macht sich das Übergewicht über die Kriechtiere erst sehr allmählich geltend; noch in der Kreide dominieren die letzteren; durch die ganze lange, lange Secundärzeit halten sich die Säuger auf einer untergeordneten Stufe.

Die Gründe dafür sind in der Organisation zu suchen, die bei den Säugern erst ganz allmählich auf jene Höhe gebracht werden konnte, die sich jetzt im Skelet, in der Muskulatur, im Hirn, in den Sinneswerkzeugen ausspricht, und die ihnen im Kampf ums Dasein den Vorrang verschaffte. Man kann sie, einseitig vorgehend, an der vervollkommneten Bewegung abmessen, mit der die übrige Ökonomie notwendig Hand in Hand geht.

Die höchste Bewegungsform, welche die Beherrschung der Continente am ausgiebigsten gestattet, ist der Lauf. In der That sind die Läufer, denen Steppe und Wüste zum Tummelplatz gerade ausreichen, die letzten Triebe, die reichlicher gebildet wurden und wohl noch werden, von älteren Ordnungen Känguruhs und Hasen, später die Huftiere, und zwar als erste sehr vollkommene Form, aber in großer Einseitigkeit, die Einhufer, vielleicht unter so energisch einseitigem Zwange der Anpassung, dass auf paläo- und nearktischem Boden aus verschiedenen, natürlich benachbarten Wurzeln diphyletisch dasselbe Produkt erzeugt wurde; später und erst mit allerlei weitläufigeren Zwischenformen, und mit der starken Differenzierung der Magenabschnitte für die Bewältigung großer Pflanzenmassen, die Wiederkäuer, welche selbst die Zeit der Ruhe noch für das Kaugeschäft nutzbar machen. Diesen Läufern, die den Boden bewältigen, folgen in secundärer Anpassung unter den Raubtieren die Hunde.

Man sollte meinen, dass eine Bewegungsform, die relativ früh auch ausgeübt wurde, betr. der Continentbeherrschung noch höheres leistete, als der Lauf, der Flug nämlich. Und doch sind es bloß Tiere niederer Ordnungen, welche das Flug-, bez. das Flattervermögen erlangt haben, flatternde Flugbeutler, Flughörnchen, Flattermaki, Fledermäuse, mit Flatterhaut zwischen den Extremitäten bis zur Verlängerung von vier Fingern und einem langen Fersensporn zum Ausspannen der Flughaut, die, wie Ohrmuscheln und Nasenaufsätze, durch gefiederte Spürhaare für die Wahrnehmung jedes Hindernisses durch Schwankungen des Luftdruckes besonders befähigt wird. In der That machen die Chiropteren für die Verbreitung von ihren Flügeln den ausgiebigsten Gebrauch, besiedeln entfernte Inseln, gehen über Continente weg u. s. w. Dennoch findet der Flug bald seine Grenze für die Weiterbildung in der Schwierigkeit dieser Bewegung, in der die cubische Steigerung des Gewichtes, welcher die Muskulatur nicht folgen kann, mit der Längenzunahme sehr bald nicht mehr bewältigt werden kann.

Eine sehr alte Anpassung der Bewegungswerkzeuge an den Boden stellt das Scharren und Graben dar. Wir finden es am stärksten ausgeprägt bei lauter Vertretern alter Säugerordnungen, jenes amphitheriumartige Geschöpf Neuhollands, das wir vorhin erwähnt, lebt unter-

irdisch, das Schnabeltier gräbt wohl 50′ weit seine Röhren vom Ufer aus, dazu der Wombat, Maulwurf, Goldmull und zahlreiche Nager. Dachs, Fischotter, Fuchs und verwilderte Hunde, die sich Röhren graben, stellen letzte Ausklänge dar, die sich mit jenen alten Gräbern nicht mehr messen können. Scharrer, von jenen nicht streng zu trennen, sind ebenfalls hauptsächlich unter den alten Ordnungen am meisten zu finden, Nager, vor allem die meisten Edentaten.

Die vielseitigste Bewegungsform ist zweifellos das Klettern, nicht zwar, wenn es zu einem einseitigen, trägen Klammern und Hängen ausgeartet ist, wie bei den Faultieren. Kletterer fehlen noch unter den lebenden Monotremen, sie sind selten unter den Insektivoren, von denen *Cladobates,* die hinterindischen Spitzhörnchen, auf Bäumen hausen, sie werden häufig unter den Beuteltieren und Nagern, ebenso unter den Raubtieren. Als eine eigentümliche Form, die an Felsen zu haften weiß, muss der altertümliche *Hyrax* gelten, während sonst kletternde Huftiere, wie die Gemsen, Steinböcke u. dergl., nur als Laufkletterer bezeichnet werden können, welche mit zierlichen, stählernen Hufen kleinste Bodenflächen ausnutzen. Am vielseitigsten ist die Kletterbewegung zweifellos ausgebildet bei den Primaten, den Halbaffen und Affen, die durch dieselbe, indem sie nicht mit den Krallen, sondern mit Fingern und Zehen sich festhalten, die Freiheit der Hand erworben haben. Und aus ihnen ist, anscheinend in relativ kurzer Linie, der Mensch entstanden, jedenfalls auf viel kürzerem Wege, als die Huflauftiere der Wüste. Man kann die hohe Entwickelung des Hirnes, das ihn charakterisiert, gewiss auf die Vielseitigkeit der Bewegung, die viele Consequenzen für die übrige Organisation in sich schließt, zurückführen. Vielleicht ist die Steigerung, die in seiner Schöpfung sich kundgiebt, in derselben Grundursache zu suchen, welche die Säugetiere überhaupt zeitigte, in der Einwirkung kalten Klimas. Wenigstens suchen viele Forscher, Moritz Wagner u. a., die Wiege des Menschengeschlechts nicht in den tropischen Umgebungen des indischen Ozeans, wo die anthropoiden Affen hausen, sondern weiter nordwärts.

Es ist aber, wie gesagt, festzuhalten, dass die Lauftiere in der Continentaladaption, d. h. als Landtiere, die letzte und höchste Stufe erreicht haben, unter den Nagern die Hasen, die Springmäuse, unter den Marsupialien die Känguruhs, unter den höheren die Ungulaten, speziell die Wiederkäuer, sie, die zugleich das wenigste Wasser zur Löschung ihres Durstes gebrauchen. Die Pfeifhasen (*Lagomys*) trinken wenig. »Im Laufe des Frühlings und Herbstes, um welche Zeit in der mongolischen Hochebene oft monatelang keine Niederschläge stattfinden und die Trockenheit der Luft die äußerste Grenze erreicht, fehlt ihnen sogar der Nachttau zu ihrer Erquickung, und dennoch scheinen sie nichts zu entbehren.« (Brehm.) Die Kameele sind in dieser Beziehung bekannt.

Diese letzteren, die Huftiere überhaupt, bilden in der gegenwärtigen Schöpfung zugleich die größten, die Aussicht auf Erhaltung haben. Die Elefanten, Nashörner und Flusspferde sehen ihrer Vernichtung

entgegen, womit nicht gesagt ist, dass nicht andere Riesen an ihre Stelle treten. Wie aber jene aus früherer Zeit hereinragenden Ungetüme im Menschen ihren schlimmsten Feind haben, so ist auch der Mensch der Schöpfer neuer Großtiere. Man denke nur daran, was aus dem Pferd bereits geworden ist nach Höhe oder Umfang.

Bei den Homöothermen erst, die sich von den äußeren Faktoren mehr befreit haben, als irgend eine andere Tiergruppe (— man erinnere sich nur des Haarkleides des sibirischen Mammuts oder des stärkeren Pelzes des Königstigers vom Amur —), wird der Kampf ums Dasein am klarsten zu einer wechselseitigen Abhängigkeit der Tiere unter einander: die modernen, besser ausgerüsteten verdrängen die älteren. Dabei kommt allerdings gelegentlich ein anderes Moment in Frage, das zum Untergange führen kann und auf das jüngst Döderlein hinwies. Im Laufe der Differenzierung werden die Tiere unter Umständen in Wachstumsrichtungen hineingedrängt, die sie schließlich so weit verfolgen, bis sie sich gewissermaßen selbst übertreffen und daran zu Grunde gehen. So hat ein mäßiges Geweih des männlichen Hirsches oft mehr Wert für die geschlechtliche Zuchtwahl, als ein enormes, und ein Spießer vermag wohl einen starken Hirsch auszustechen (282). Trotzdem wird das Geweih immer weiter vergrößert, bis es schließlich bei manchen Arten so groß und unförmlich wurde, dass es, ganz nutzlos, seinen Träger in der Bewegung beschränkte, bis die Art schließlich erlag. Bei den katzenartigen *Machairodus* wurden die enormen Fangzähne, anfangst das beste Förderungsmittel im Kampfe mit riesigen Dickhäutern, schließlich so enorm, dass sie zwar als Waffe furchtbar blieben, aber das Tier an genügender Nahrungsaufnahme hinderten.



Fig. 222. *Machairodus neogaeus.* *w* Fortsatz der Unterkiefersymphyse. (Steinmann-Döderlein.)

Noch würden wir unserem Standpunkte untreu werden, wollten wir nicht noch einige Worte den Wassersäugern widmen. Es scheint, dass von Anfang an die Neigung bestanden hat für Vertreter aus allen Ordnungen, die Urheimat aufzusuchen; ja das bessere Gedeihen, das sich in der relativen Größe aller Wassersäuger ausspricht, könnte einen fast auf den Gedanken bringen, dass das erste Fell ein Schutz gegen Nässe war, mehr als gegen Kälte, so dass die Säugetiere geradezu durch einen Hang zum Wasser gekennzeichnet würden. Indes erklärt sich solche Anomalie, welche die sämtlichen vorstehenden Anschauungen zu nichte machen würde, aus der reicheren Nahrungsquelle im Feuchten. Jedenfalls war es der Natur viel leichter, ein Nilpferd zu zeitigen, als ein Kameel oder eine Giraffe.

Unter den Monotremen ist die eine Hälfte, *Ornithorhynchus*, ans Wasser gebunden, wobei die anfänglichen Zähne, die kürzlich von Poulton nachgewiesen wurden, durch neu erworbene Hornbekleidung ersetzt werden und die Schnauze dem gründelnden Entenschnabel sich nähert, unter den Marsupialien allerdings bloß der brasilianische Schwimmbeutler, *Chironectes*; ebenso sind die Insektenfresser ziemlich arm an Wasserformen, die Wasserspitzmaus, der amerikanische Wassermaulwurf, *Scalops*, die durch die Versprengung ihrer beiden Arten in den Pyrenäen und Südrussland merkwürdige *Myogale*, sind mehr oder weniger ans Wasser gebunden. Unter den Raubtieren Fisch- und Seeotter, und ihr untermiocäner Ahn, *Potamotherium*. Dann aber die Pinnipedier. Bei den vorigen war die Größenzunahme nur unbedeutend und nicht überall zu merken, die Seeraubtiere, eine sehr frühe aquatile Abzweigung, sofort anders. Ähnlich aber auch die Nager. Wasserratte, Biber, *Fiber zibethicus*, *Hydromys* und *Hydrochoerus* sind lauter relativ große Formen, die sich in fossilen Wasserschweinen bis zum Umfang eines Tapirs und Stieres steigerten.

Am meisten scheuen wohl die Edentaten das Wasser, wiewohl auf dem Bradypuspelz Algen gedeihen; ähnlich die Prosimiae;*) höchstens könnte man auf die Dichte des Haarkleides aufmerksam machen, das die Bewohner des madagassischen Urwaldes gegen die Feuchtigkeit schützen soll. Mit den Affen ist es ähnlich.

Von den Huftieren, die in letzter Instanz das mit der Zehenspitze auftretende Laufbein auf freier Ebene erworben haben, sind doch noch viele große Wasserliebhaber und Sumpfbewohner. *Hippopotamus*, der an der Kongomündung das Meer nicht scheut, am meisten, nächstdem etwa die Tapire, auch die Schweine (und die fossilen Anthracotheriiden, unter denen *Choeropotamus*, *Hyopotamus* schon durch den Namen die vermutliche Lebensweise anzeigen), Elefanten und Rhinoceronten, von denen die ersteren allerdings weit am Kilimandscharo hinaufsteigen, über seine Tropenzone hinaus (283), überhaupt die Riesen**) sind an feuchte Niederungen im allgemeinen gebunden, ebenso wahrscheinlich waren es die früheren, das größte Nashorn, *Elasmotherium*, die Brontotherien mit zwei Nasenhörnern nebeneinander (*Monodus Prouti* 8′ hoch). Aber noch lieben viele Hirsche, Büffel, selbst Antilopen, die Kuduantilope, der Wasserbock, sumpfige Umgebung. Am wunderlichsten erscheint die von Serpa Pinto in den Nebenflüssen des oberen Sambesi, wo die Krokodile weniger gefräßig sind, entdeckte Wasserantilope, »Quichóbo« der Bihenos,

*) Nach Heck sind die Prosimier gar nicht als Ordnung aufrecht zu erhalten, sondern stellen eine durch convergente Anpassung an nächtliche Lebensweise (Feuchtigkeit) von verschiedenen Ausgangspunkten entstandene Gruppe dar.

**) Die größten fossilen Landsäuger, den recenten überlegen, waren Proboscidier. Der größte *Elephas meridionalis* aus dem Pliocän von Durfort, in Paris aufbewahrt, erreicht am Widerrist 3,77 m, im maximum 4,22 m Höhe. Nach einzelnen Knochen zu schließen aber wäre ein *Elephas antiquus* 4,42 m, ein *Dinotherium* 4,96 m hoch gewesen (298. 289).

»Buzi« der Ambuellas. Von der Größe eines einjährigen Stieres, mit äußerst glattem Haar, mit 2 Fuß langen Hörnern in beiden Geschlechtern, an den Füßen mit langen, an der Spitze gekrümmten Hufen, bewegen sie sich auf dem Lande sehr schwerfällig und fallen den Eingebornen leicht zur Beute; die meiste Zeit ihres Lebens verbringen sie im Wasser, wo sie an Tauch- und Schwimmfähigkeit das Flusspferd noch übertreffen sollen. Wenn sie schwimmen, sieht man von ihnen bloß die beiden Hörnerstangen. Die Sirenia sind wahrscheinlich als »Seerinder«, also umgewandelte Huftiere aufzufassen.*)

Das Maximum ist aber bei den Cetaceen erreicht, jenen bereits alttertiären Wassersäugern, deren Abstammung noch zweifelhaft bleibt, sicherlich aber als eine Rückwanderung von Landtieren aufzufassen ist. Solche Rückwanderung mag sehr früh stattgefunden haben, denn das gleichmäßig aus Kegelzähnen zusammengesetzte Gebiss der Delphine wird von Neueren für noch ursprünglicher gehalten, als das der Pelycosaurier (354), ja Theodor konnte durch die Untersuchung des Hirnes zeigen, dass schon die Seehunde von den Carnivoren weitabliegende Eigenheiten haben (377). An den Cetaceen lässt sich die Umwandlung, zu denen der Wasseraufenthalt führt, am besten verfolgen, da sie am weitesten getrieben ist. Die Hinterextremitäten sind bis auf Rudimente, die nicht mehr nach außen hervortreten, verkümmert. Der Haarwuchs ist verschwunden bis auf gelegentliche Reste an der Oberlippe, die Embryonen häufiger zukommen, als alte Reste von Spürhaaren**) (287). Mit den Haaren fehlen die Drüsen. Die Epidermis ist kräftig, die Lederhaut schwach; dagegen wird von einer dicken Speckschicht die Wärmeregulierung übernommen. Sie tritt zurück bei *Monodon monoceras* und *Beluga leucas*, dem nordischen Weißwal, dafür wird bei ihnen die Lederhaut so dick, dass sie verwertet werden kann, wahrscheinlich eine Folge der Ernährung; denn diese Wale, die von Fischen leben, zu deren Fang sie einer besonderen Behendigkeit bedürfen, würden in der Speckschicht ein Hindernis haben.

Ganz erstaunlich wird bei manchen Walen die Tauchfähigkeit. Kükenthal, dem wir hier folgen, beobachtete, dass ein *Hyperoodon rostratus* dreiviertel Stunden unter Wasser blieb. Das erinnert aber geradezu an die Reptilien, wenn es auch auf verschiedener Intensität des Stoffwechsels beruht. Jedenfalls ist die Ähnlichkeit zwischen einem Wal und einen *Ichthyosaurus* mit seinem gewaltigen Brustkasten eine sehr große, durch gleiche Lebensweise bedingte. Ein *Ichthyosaurus*, an und für sich als Reptil weniger atembedürftig, mag enorm lange und tief getaucht haben. Die Ähnlichkeit wird am stärksten in der Flosse, die

*) *Monotus americanus* ging im zoologischen Garten zu London nie aufs Land, sogar dann nicht, wenn sein Teich austrocknete; dann verharrte er unbeweglich auf einer Stelle (285).

**) Man darf daraus wohl nicht folgern, dass die Spürhaare überhaupt die erste Haarform gewesen seien. Ihre längere Erhaltung beruht vielmehr auf ihrer Stärke, die nachträglich erworben sein konnte.



durch Spaltung einen Finger mehr bekommt, und an den einzelnen Fingern mehr Phalangen, bei denen die Knochen sich verkürzen und die Muskeln zum großen Teile durch Bänder ersetzt werden. Hören wir Kükenthal:

»Es ist dies ein Fall von Convergenz, wie er kaum schöner gedacht werden kann. In beiden Fällen haben wir Tiere vor uns, welche das Leben auf dem Lande mit dem im Wasser vertauschten, wodurch es zu

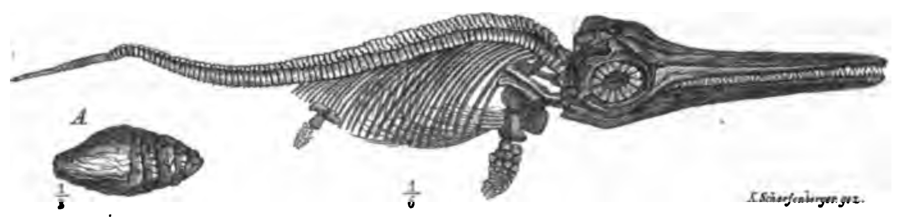


Fig. 223. *Ichthyosaurus quadriscissus*. (Aus Steinmann-Döderlein.)

einer Umwandlung der Vorderextremität zu einer Flosse kam. Eine Funktionsänderung solcher Art bringt es zuvörderst mit sich, dass an Stelle der typischen Phalangenzahl die Hyperphalangie tritt, ja sogar eine durch Längsspaltung entstehende Hyperdactylie sich einstellt. Als Folge der für alle Flossenskeletteile gleichen physiologischen Arbeitsleistung entstehen gleichmäßige Skeletteile, indem es nicht mehr zu einer scharfen morphologischen Sonderung von Phalangen, Metacarpus und Carpus kommt. Während bei den Cetaceen diese Gleichmäßigkeit der Skeletteile sich mehr auf die Phalangen und Metacarpalia beschränkt und die Carpalteile meist noch ihre typische Gestalt wahren, ist bei den Ichthyosauriern dieser Process weiter fortgeschritten, ja so weit, dass auch die Vorderarmknochen davon betroffen werden. Da von den einzelnen Skeletteilen keine besonderen höheren Leistungen verlangt wurden, konnten sie auch auf einer früheren Stufe ihrer Entwickelung stehen bleiben. Der erwachsene Carpus zeigt hier daher Zustände, wie sie ursprünglich nur bei Embryonen anzutreffen waren.«

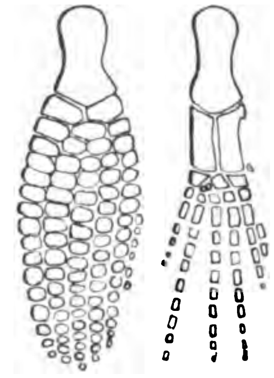


Fig. 224. Hand eines *Ichthyosaurus* und eines Wales, schematisch. (Nach Kükenthal.)

Fünfundzwanzigstes Capitel.

Entstehung der Flieger.

Die Andeutungen von Fallschirmen bei verschiedenen Tieren, zum mindesten Wirbeltieren, Flugfischen, Flugfrosch, *Draco volitans*, Flattersäugern (*Galeopithecus*, *Pteromys*, *Petaurus*), zeigen wohl, dass die freieste Form der Landbewegung in ihrer Schöpfung keineswegs abgeschlossen ist; andererseits ist es wahrscheinlich, dass verschiedene Grade des Flugvermögens zu allen Zeiten erworben wurden; freilich könnte die Herausbildung ganz bestimmter weniger Fluggruppen, — Insekten, uralt, Flugsaurier, Vögel und Fledermäuse wahrscheinlich zu verschiedenen Epochen der Secundärzeit, — für eine gewisse Periodicität angeführt werden, die mit allgemeinen kosmischen Änderungen unserer Erde zusammenhinge. Vor der Hand sehe ich allerdings nicht, wie man eine solche allgemeine Beziehung im Klimawechsel oder dergl. begründen wollte.

Schwierig ist es schon, sich über die Ursachen des Flugs innerhalb der organischen Welt ein Urteil zu bilden. Gegenwärtig sind es Kletterer, die ihren Fallschirm entwickeln, die äußerst lebhaften Flughörnchen und Flugbeutler, der fliegende Drache und Flugfrosch, ein Baumfrosch natürlich. *Galeopithecus* hat es schon weiter gebracht, fliegt aber doch, wenn auch auf weite Distanzen, noch 20 m und mehr, so dass er von einem höheren Punkte am Fuß eines anderen Baumes ankommt, ähnlich den Spechten. Dabei mag teils die erhöhte Beweglichkeit und Sprungfähigkeit überhaupt, als Bewegungslust, teils die Kletterfähigkeit der Verfolger, teils Nahrungserwerb treibend einwirken, letzterer namentlich bei *Draco* und *Rhacophorus*, welcher übrigens die beste Analogie bildet für die Fledermäuse, — Flughäute zwischen den Fingern, die freilich bei den Fledermäusen schwerlich jemals als Schwimmhäute dienten. Sie fliegen, um im Sprunge Insekten zu erhaschen.*)

Für Vögel wird man wahrscheinlich auch die Verfolgung der Insekten (teilweise Flucht) als Motiv annehmen können, und zwar zumeist vom Boden aus; denn die Vogelähnlichkeit der Dinosaurier zeigt, dass das Hüpfen auf den Hinterbeinen dem Flugvermögen vorausging. Allerdings mag auch das Klettern oft vorangegangen sein, so gut wie es Baumkängurubs giebt. Die freien Finger des *Archaeopteryx* mit ihren krummen Krallen sehen so aus, als ob sie Klammerwerkzeuge wären.**)

---

*) In diesem Sinne hat man unter den echten Kletterern auch einen Flieger, den *Hylobates* oder *Gibbon*, der, während er sich unausgesetzt mit den Armen durch die Luft weit von Zweig zu Zweig schwingt, mit der einen Hand etwa einen Vogel fängt, in der That mehr fliegend als kletternd (394).

**) Interessant ist der für die großen Flieger, die Saurier und Vögel gemeinsame Zug allmählich sich herausbildender Zahnlosigkeit. *Pterodactylus* und *Rhamphorhynchus*



Soweit sieht man die Möglichkeit sehr wohl ein, wie Flieger entstehen konnten, die Insekten lockten sie in die Luft. Wie aber kamen diese zu Flügeln?

Eilige Flucht vor Verfolgern ist wohl ausgeschlossen, oder kommt höchstens in zweiter Linie; sie waren vermutlich unter den terrestrischen Zeitgenossen bereits die hurtigsten.

Die Idee, dass die dorsalen Tracheenkiemenblättchen alter larvenartiger Wasserinsekten diese schwingend geregt haben könnten, um beim Austrocknen ihrer Tümpel mit möglichster Eile neue aufzusuchen, hat vieles für sich; statische Momente würden leicht zur Differenzierung, zum stärkeren Gebrauch der den beiden Hauptbeinpaaren entsprechenden führen. Doch bleibt hier die Schwierigkeit, dass die Flügelentwickelung sich unabhängig von einer Häutung vollziehen müsste und kaum zur Vergrößerung führen könnte, eine Schwierigkeit, die erst wieder durch neue Annahmen zu umgehen ist.

Auszuschließen ist mit einiger Sicherheit die Benutzung von Fallschirmen, beim Sprunge von Bäumen herab. Die ältesten Kerfe waren keine Chlorophyllliebhaber, sie bestiegen keine Bäume (s. Cap. 28).

Dagegen scheint mir ein anderer Modus den thatsächlichen Verhältnissen, die wir jetzt beobachten, am meisten zu entsprechen, die Gewinnung nämlich der Flügel ursprünglich allein von Seiten der M ä n n c h e n. Die größere Regsamkeit des männlichen Geschlechts, die im ganzen Tierreich die Regel bildet (nicht ohne Ausnahme), prägt sich doch wohl nirgends so stark aus als bei den Kerfen, bei denen die Imago mit seltenen Ausnahmen (staatenbildende Hymenopteren, *Acanthosoma griseum*, die Stachelwanze, deren »Weibchen die Jungen führt, wie die Henne ihre Küchlein«, *Gryllotalpa*, die in Zwischenräumen die Eier ablegt u. a.), noch der Erfüllung der geschlechtlichen Pflichten bis zur Eiablage zu Grunde geht. Abgesehen von den vielen Dimorphismen des Integuments, die am stärksten werden bei den Lamellicorniern oder die in Lautäußerungen der Männchen bestehen, sind die Fälle besonders häufig, in denen das W e i b c h e n u n g e f l ü g e l t ist, Blatten, Termiten, die meisten Cocciden, bei denen das Männchen sogar allein eine vollkommene Metamorphose durchmacht (!), die Ameisen, wenigstens teilweise, Schmetterlinge, Käfer (unsere Lampyriden, *Rhipicera* aus den Tropen) etc. Dazu bessere Sinne bei den ♂, gekämmte Fühler (Mücken, Spinner, *Rhipicera*), beim Grottenkäfer *Machaerites* das ♂ sehend, das ♀ blind, vor allem größere Regsamkeit, tagfliegende ♂ von Nachtschmetterlingen, Östriden, deren Männchen sich aus der Luft auf die Weibchen stürzen u. v. a. Die Umkehrungen fehlen allerdings nicht, bei manchen Thripsarten z. B. sind nur die Weibchen, bei anderen nur die Männchen geflügelt, bei der

---

haben noch Zähne, der cretaceische *Pteranodon*, mit den größten Flügeln, die je existierten (s. o.), hat seinen Namen von dem Mangel der Zähne. Ähnlich bei den Vögeln. Für den Anfang sind, von der Vererbung ganz abgesehen, spitze Zähne noch nötig, um die hartschaligen Insekten zu fassen.



Feigengallwespe, *Blastophaga grossorum*, ist das Männchen, das die kleinen Früchte im Innern der Feige nie verlässt, ungeflügelt und plump, (Fig. 225); bei der Chalcidide *Anthophorabia fasciata* hat das Männchen nur einfache, das Weibchen Facettenaugen. Doch treten sie ganz bestimmt zurück gegen die Regel, dass das Männchen bewegungsfähiger ist als das Weibchen. Zugleich aber mit der letzten Häutung sind die Geschlechtsorgane ausgebildet, und die Erregung des Begattungstriebes setzt ein. Sollten hier nicht schon, während der kurzen Zeit, wo der Chitinpanzer noch weich ist, die kräftigen Atemzüge, die wohl überall mit der Brunst verbunden sind, und die in den bei den Hauptlocomotionsringen ihren Höhepunpt erreichen (mutatis mutandis etwa vergleichbar dem stärkeren Kehlkopf der männlichen Säuger), zu einer Herverstülpung der Flügel geführt haben, die dann alsbald bei der Bewegung, zunächst noch unvollkommen, mitgeholfen haben? Alle Übertragungen auf die Weibchen, auf jüngere Stadien u. s. w. wären dann secundär.

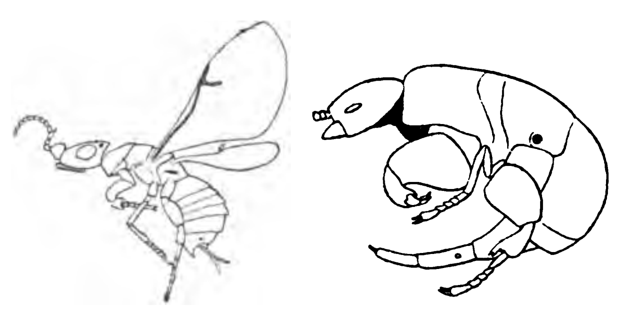


Fig. 225. *Blastophaga grossorum*. Links ♀ (12/1), rechts ♂ (24/1). Nach Mayer. (Aus Boas.)

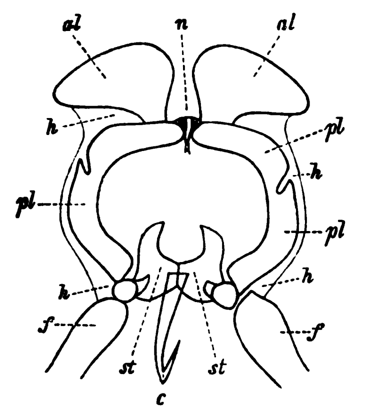


Fig. 226. Prothorax von *Geometra papilionaria*. *n* Notum, *p* Pleura, *st* Sternum, *al* prothoracale Flügelanhänge, *h* weiche Haut, *f* Femur, *c* Haken zur Verbindung mit dem Mesothorax, abgebogen. (Nach Cholodkowsky.)

Eine solche Hypothese, die nichts weiter sein kann und will, hat zur Voraussetzung, dass an den Thoraxsegmenten sich bereits dorsale Vorwölbungen finden als Taschen, auf welche Tracheenerweiterungen vorstülpend wirken könnten, d. h. auch bei Landinsekten, ähnlich den dorsalen Tracheenkiemen der Ephemeriden, aus denen man die Flügel unmittelbar hervorgehen sah. In der That sind solche Rückenanhänge genug gefunden worden. Cholodkowsky beschreibt sie von vielen Schmetterlingen und stellt weitere Fälle aus der Literatur zusammen (288). »So hat Fritz Müller bei Termitenlarven rudimentäre Prothoracalflügel beobachtet . . . Zu derselben Kategorie gehören wahrscheinlich auch die bekannten Prothoracalhörner in der Entwickelung der Dipteren. Woodward beschreibt ein fossiles Insekt (*Lithomantis carbonaria*), dessen Prothorax mit zwei

flügelartigen Anhängen versehen war. GRABER ist geneigt, in den Seitenlappen des ersten Brustringes der Locustinen nichts anderes, als unentwickelte Anhänge zu sehen. LATREILLE erwähnt einen Käfer (*Acrocinus longimanus*), dessen Prothorax abgegliederte Seitenfortsätze trägt.« Noch mehr. »GRABER erwähnt eine Käferlarve, deren ganze Haut, gleich gewissen Nacktkiemern, über und über mit kleinen Hohlwarzen besetzt war. Die nach hinten sich allmählich verjüngenden, sonst aber ganz gleichartigen Rumpfringe verlängern sich beiderseits in unbewegliche, mit relativ sehr langen und zarten Hautwarzen geränderte Taschen, die genau den Brustaussackungen der Termiten gleichen. Jene der drei beintragenden ersten Rumpf- und Thoraxringe sind etwas größer als die folgenden. Die allererste Rolle dieser Anhänge, zur Zeit, als dieselben von verschiedenen, feuchte Orte bewohnenden Landinsekten erworben waren, war wahrscheinlich die Atmungsfunktion.« Ist es nicht denkbar, dass aus solchen Taschen, mit Tracheen versorgt, die gesteigerte Energie der Männchen bei der letzten Häutung vergrößerte Flugflächen hervorgetrieben habe? Dabei müsste man die Stärke der Muskulatur in den beiden hinteren Brustringen in Rechnung ziehen. Die beiden hinteren Beinpaare haben ja, das dritte am meisten, die Hauptlast des Körpers zu tragen, während das vordere sehr häufig zu Greiforganen umgebildet wird (*Mantis*,

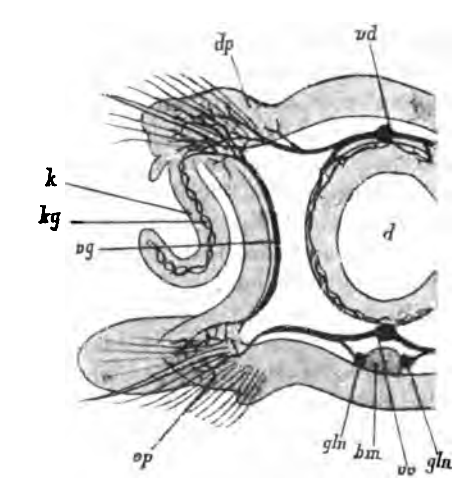


Fig. 227. Querschnitt durch *Nephthys*. *dp* dorsales, *vp* ventrales Parapod, *vd* Rücken-, *vv* Bauchgefäß, *gln* Seitengefäße des Bauchmarks, *vg* Verbindungsgefäß der Parapodien, *d* Darm, *bm* Bauchmark, *k* Kieme, *kg* Kiemengefäße. (O. SCHMIDT-LANG.)

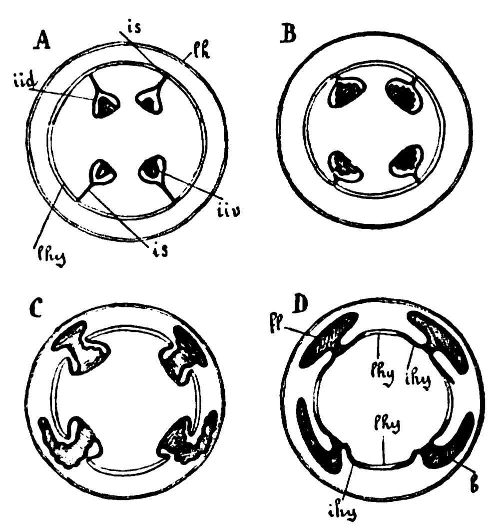


Fig. 228. Entwicklung der Flügel und Beine der Musciden aus den Imaginalscheiben während der Verwandlung. *lh* Chitinhaut der Larve, *lhy* die zurückgezogene Hypodermis, *iid* Imaginalscheiben der Flügel, *iiv* der Beine, *is* ihre Verbindungsstränge mit der Hypodermis, *fl* Flügel-, *b* Beinanlagen, *ihy* imaginale Hypodermis. (Nach LANG.)

Wanzen, *Dyticus* u. s. w.) oder verkümmert (Rhopaloceren). Betreffs jener Rückentaschen ist vielleicht noch eine besondere Annahme möglich, sie mögen zwar zur Atmung gedient haben, morphologisch aber Rückschläge bedeuten zu den dorsalen Fußstummeln der Anneliden. Aus den ventralen sind die Beine hervorgegangen; ventrale und dorsale Parapodien sind aber nicht wesentlich verschieden ausgelegt. Damit würde stimmen, dass auch die Beine und Flügel auf gleiche Anlage zurückgehen und für einander eintreten können, diese wenigstens für jene. So wurde erst kürzlich wieder eine *Zygaena* beobachtet, an der für ein Bein ein Flügel gewachsen war, mit fünf Flügeln also und fünf Beinen (290), und ein ostindisches Feigeninsekt hat sogar statt der Flügel gegliederte Anhänge.

Endlich noch eine Bemerkung. Unter den Säugern sind sämtliche Flug- und Flattertiere, Fledermäuse, Flughund, Pelzflatterer, Flugbeutler und -hörnchen nächtliche Geschöpfe. Es scheint fast, als ob es bei den Insekten anfangs ähnlich gewesen wäre, die Ephemeren, Perlen, Schaben, Forficuliden fliegen kaum bei Tage, die Tagflieger sind erst durch allmähliche Züchtung an das volle Licht und die trocknere Luft im Sonnenschein gewöhnt worden. War es bei Flugsauriern und Vögeln anfangs ebenso? Bei letzteren vielleicht am wenigsten.

Sechsundzwanzigstes Capitel.

Einige weitere Folgen des Landlebens, hauptsächlich anatomische.

Die vervollkommnende Tendenz des Landlebens zeigt sich namentlich an den Umbildungen, die das Ectoderm erleidet, an seinen Drüsen, an den Sinneswerkzeugen. Diese aber bedingen wieder eine Anzahl neuer Einrichtungen, die mit dem Medium zusammenhängen. Manche Besonderheiten scheinen bloß im Wasser möglich zu sein und durch den Aufenthalt in der Luft unterdrückt zu werden, ohne dass dafür eine genügende Erklärung zur Zeit gegeben werden könnte. Dahin gehören vor allem

die elektrischen Organe.

Bei der besseren Isolierung der Elektricität durch die Luft ist es vielleicht verwunderlich, dass Aufspeicherung dieser zur Verteidigung so vorteilhaften Kraft nur im Wasser vorzukommen scheint, wenigstens im Feuchten. Wenn man bedenkt, welcher starken Funkenbildung unter Umständen ein Katzenfell fähig ist, dann fällt es vielleicht auf, dass solche Anlage nicht gesteigert, auf gewisse Partien übertragen und der



Willkür des Nervensystems unterstellt wurde. Für gewöhnlich gelten nur gewisse Fische mit echten (Zitteraal, -wels und -rochen), oder mit pseudoelektrischen Organen, wie *Mormyrus*, für die Träger solcher Werkzeuge, die vom Muskelsystem ihren Ausgang genommen haben. Immerhin mag nur bemerkt werden, dass auch für ein Landtier eine einschlägige Beobachtung zu verzeichnen ist, für eine kaukasische *Daudebardia* nämlich (291). Diese kleine Schnecke gab beim Anfassen deutliche, wenn auch geringe elektrische Schläge von sich, welche von verschiedenen Beobachtern, die sie in die Hand nahmen, gefühlt wurden. Vielleicht ist es wichtig darauf hinzuweisen, dass der Träger dieses nicht weiter untersuchten Phänomens an feuchten subterranen Aufenthalt gebunden ist. Plate bestreitet neuerdings die elektrische Kraft bei deutschen Daudebardien.

Hygroskopische Beschaffenheit der Haut.

Die oft ventilierte Frage, ob die Haut gewisser Landtiere zur Aufnahme von Feuchtigkeit befähigt ist, und selbst den Wassergehalt des Blutes zu steigern vermag, wurde oben für die Frösche bejaht; für die Landpulmonaten wird sie neuerdings verneint, ohne dass die Untersuchungen, die bei dem Abschließen dieser Tiere gegen alle äußeren Eingriffe besondere Schwierigkeiten bieten, zu genügendem Ende gekommen wären. Zum mindesten aber ist die Epidermis vieler Landtiere hygroskopisch, so dass sie zu einem Wertmesser für den Feuchtigkeitsgehalt der Luft werden kann. Für Hornschichten braucht nur an die Hühneraugen erinnert zu werden; beim Chitin ist es wohl am unwahrscheinlichsten, wiewohl das Witterungsgefühl den Spinnen vielleicht nicht ganz abgesprochen werden kann. Auch die früher erwähnte Lebhaftigkeit vieler Kerfe bei schwülem Wetter mag dafür sprechen. Doch bleibt es zweifelhaft, ob die Wahrnehmung dann nicht an bestimmten Hautteilen, etwa dem Geruchsorgan, localisiert ist. Bei uns selbst wird wohl die bleierne Schwere, welche die Schwüle mit sich bringt, mehr durch die gesamte Haut vermittelt, als durch die Nase.

Hier liegt noch ein dunkles Gebiet vor, bei dem die Elektricität oft genug mit in Frage kommen mag.

Am merkwürdigsten ist die Einwirkung der atmosphärischen Vorgänge auf manche Wassertiere. Ob man mit Diquemare (s. Perty, Seelenleben der Tiere. S. 224) so weit gehen darf, den Actinien ein Vorausfühlen von Witterungsänderungen zuzuschreiben, so dass nach dem Grade ihres Schließens oder Öffnens die Stärke bevorstehenden Windes oder Windstille erschlossen werden kann, ist zum mindesten äußerst problematisch, ebenso ob der Blutegel als guter Wetterprophet gelten darf (l. c. S. 241). Indessen lässt sich kaum leugnen, dass die Naturzüchtung auch nach Bedarf, d. h. erhaltungsmäßig, ein feines Empfindungsvermögen für meteorische Vorgänge, wahrscheinlich combiniert aus Luftdruck, Windrichtung und besonders Feuchtigkeitsgehalt, bei Land-

tieren zu entwickeln vermöge. Beschränkt ist es jedenfalls, wenigstens sind Annahmen, die eine Steigerung bis ans wunderbare zulassen, zurückzuweisen; sonst würden die Zugvögel sich nicht so häufig versehen und bei spätem Nachwinter zu allerungünstigster Zeit heimkehren. Tiere mit einer feuchten Haut, wie die Amphibien, scheinen am besten geeignet. Und wenn man auch unseren Laubfrosch als Wetterpropheten nicht recht gelten lassen darf, so berichtet doch Brehm (nach Schomburgk) von der brasilianischen *Hyla venulosa* oder *Konobo-Aru*, d. h. Regenfrosch, die im hohlen Stamm der Bodelschwingia, einer Tiliacee, worin etwas Wasser sich hält, lebt und laicht, das Gebrüll (dem einer Kuh ähnlich) künde unfehlbar für den nächsten Tag Regen an. — Vielleicht sind manche Säuger in dieser Hinsicht vorzüglich begabt. Von Winterschläfern, wie Murmeltier und Eichhörnchen*), nimmt Brehm bestimmt ein Vorgefühl der Witterung an. Noch mehr brauchen es die Tiere, die in trocknen Gegenden leben. Nirgends soll sich der Mensch so wohl und so sehr im freien Besitz seiner geistigen Kräfte fühlen, als in der trocknen Wüstenluft. Doch ist ihm der Aufenthalt verwehrt ohne Hilfe von Tieren, die ein äußerst feines Witterungsvermögen für jede Wasseransammlung haben. Die besten Wassersucher, die es giebt und die von den Eingebornen der südafrikanischen Steppen entsprechend benutzt werden, sollen Paviane sein.

Es mag genügen, diese letzte Nüance, welche die Landtiere durch für uns noch unsichtbare Fäden mit dem Wasser verknüpft, kurz angedeutet zu haben.

Drüsen und Sinnesorgane.

Echte Landtiere mit Chitin und quergestreifter Muskulatur, Arthropoden also, sind in Bezug auf die Öconomie ihrer Hautabsonderungsorgane schwer zu verstehen. Auf der einen Seite, um die Übergangsform voranzustellen, scheinen beim *Peripatus* die Tracheen aus umgewandelten Hautdrüsen hervorgegangen zu sein, andererseits sind Segmentalorgane vorhanden, wie bei Anneliden. Den Parapodialdrüsen der Borstenwürmer und Apterygoten scheinen die Coxal- und Cruraldrüsen vieler Arachniden zu entsprechen, denen wieder Antennen- und Schalendrüsen zahlreicher Krebse homodynam sein können. Bei den übrigen Arthropoden sind die Excretionsorgane durchweg als Malpighische Gefäße der Haut entzogen und dem Proctodäum, dem Anfange des Enddarms eingefügt, möglicherweise aus reicheren Segmentalorganen gewisser Regenwürmer (*Acanthodrilus* nach Beddard 292), bei denen dieselben gegen den hinteren Leibespol bald nach außen, bald nach dem Darm sich öffnen, abzuleiten, wie ebenso bei mehreren Lumbricidengattungen (*Megascolides*, *Dichogaster*, *Digaster* und *Acanthodrilus*) die

*) Das Eichhörnchen, das für die schlechte Jahreszeit Nahrungsspeicher anlegt, wird in Sibirien selbst für kurze Zeit zum Winterschläfer.



Segmentalorgane der vorderen Leibesringe mehr oder weniger vereinigt als Speicheldrüsen in den Pharynx münden. Während also auf dem Lande die Nephridien von der äußeren Haut mehr und mehr wegrücken, treten andere Hautdrüsen, mit anderer Bedeutung auf; die Giftdrüsen in den Kieferfühlern der echten Spinnen, die Saftlöcher der Juliden, bei den Insekten in verschiedener Form, häufig als ausstülpbare Schläuche, Stink- und Duftapparate namentlich am Thorax bei Wanzen und Phasmiden (*Anisomorpha buprestoides*), auf dem Hinterleibsrücken bei Schaben, mit besonderen Duftschuppen bei Schmetterlingen u. dergl. (361. 363. 379. 380). Wenn auch namentlich Duftstoffe auf dem Lande wirksamer zu sein scheinen, bei der leichteren Verbreitung, fehlen sie doch im Wasser nicht ganz, *Dyticus* sondert beim Berühren am Halse eine milchweiße Ekelflüssigkeit ab. Es lohnt nicht recht, bei niederen Tieren weiter darauf einzugehen, da die Grenze sich zu verwischen scheint. Bei Landschnecken, die nach Knoblauch riechen, wie *Hyalina alliaria* oder *Parmacella*, ist es noch nicht erwiesen, ob der Ekelstoff von der ganzen Haut abgesondert wird oder von besonderen Drüsen.*)

Am entschiedensten äußert sich der Einfluss der Luft auf die Secretbildung bei den Wirbeltieren. Die unbedeutenden, meist einzelligen Drüsen oder einfach umgewandelten, nach außen nicht durchbrechenden Epidermiszellen, welche die Schleimhaut im Wasser bei Fischen und Amphibienlarven schlüpfrig machen, werden bei der Umwandlung des Integumentes in der Luft zu größeren localisierten Drüsen eingestülpt, überall verbreitet in der Haut der Amphibien mit ihrem Schleimhautcharakter, oft besonders gesteigert in den Daumenschwielen, oder als reiche Schläuche in den Kopfdrüsen vieler Salamandrinen, besonders in wärmeren Ländern (393). Die Hornschuppen der Reptilien setzen eine größere Beschränkung und Localisierung: die Schenkeldrüsen der Echsen, vermutlich auch die Riechdrüsen an der Bauchseite des Rumpfes von Schildkröten, die im Sudan als Parfüm so hochgeschätzten Moschusdrüsen des Krokodils; die Vögel haben einzig ihre Bürzeldrüse, bei Säugern dagegen wird die Differenzierung am stärksten, Schweiß- und Talgdrüsen, Milchdrüsen, im äußeren Gehörgang die Absonderung des Ohrenschmalzes als eines schützenden Bitterstoffes (auch bei Meersäugern?), die Brunstfeige der Gemsen, die verschiedenen Moschusdrüsen (Moschustier, Bisamratte), die Seitendrüsen der Spitzmäuse etc., lauter Dinge, die den Wassertieren fehlen. — Einen ganz besonderen Drüsenschutz gegen Austrocknen verlangen aber eigentliche Schleimhäute, die der Luft ausgesetzt werden, die Nase, die Conjunctiva, die Mundhöhle. Die Fische, von denen nur wenige kauen und dann meist, wie die Karpfen, in einer besonders

*) Bei Seetieren fehlen schützende Riechstoffe freilich nicht, *Eledone* hat ihren Moschusgeruch, manche Schwämme duften stark nach Knoblauch, wie beim Verbrennen von Arsenik, *Tethys* nach Citronensäure. *Aricia foetida* ist nach dem Duft benannt u. a. m. Immerhin treten diese Gerüche zurück gegen das Land.

abschließbaren Höhle hinter den Kiemen, haben weder Nasen- noch Munddrüsen. Bei den Amphibien hat Wiedersheim eine bedeutend entwickelte Intermaxillardrüse beschrieben, die sich am Gaumen öffnet; dazu kommen Zungendrüsen, wie sich denn die Zunge von hier immer stärker und fleischiger entwickelt, bald allerdings mehr als Fangwerkzeug, wie bei den Fröschen oder beim Chamäleon, bald als Tastorgan, wie bei den Schlangen; bei den Vögeln ist sie noch mit Ausnahme der Papageien und einiger anderer zum Geschmack wenig geeignet; bei den Säugern wird sie am vollkommensten, ebenso wie die allmählich immer stärker differenzierten Mundhöhlen- bezüglich Speicheldrüsen, aus denen bei Schlangen und der Echse *Heloderma suspectum*, die, mit Furchenzähnen ausgestattet, nach Lubbock zweifellos giftig ist, die Giftdrüsen hervorgegangen sind. In der Nase ähnliche Verhältnisse, auf die wir hier nicht weiter eingehen (die starke Absonderung bei den Geiern etc.). (Vielleicht kann hierher eine besonders complicierte Drüse im unteren Fühlerknopf der Vaginuliden, tropischer Landnacktschnecken, gerechnet werden, welche das nervenreiche Epithel versorgt, Cap. 20).

Das führt zu den

Sinnesorganen.

Über die Nase lässt sich das wenigste ausmachen. Möglicherweise deutet die ursprüngliche Verbindung der Nase mit dem Mund bei den Selachiern so gut als der doppelte Naseneingang bei den meisten Knochenfischen auf eine alte terrestrische Beziehung, welche den Geruch, der sicherlich in der Luft, wenn auch auf gleicher Grundlage wie im Wasser, doch einer viel größeren Verfeinerung fähig ist, bei Wirbeltieren als Folge des Landlebens mit der Mundhöhle, verquickt, vorausgesetzt also, dass die mit dem Darm verbundenen Respirationsorgane Luft einatmen. Mag auch als ursprüngliche Nase, worauf die erste Anlage des Olfactorius hindeutet, eine Kiemenspalte benutzt worden sein; die Umwandlung würde sich vielleicht gerade am besten aus dem Wechsel des Mediums erklären.

Übrigens sind die Schleimhautsinnesorgane, so zu sagen, d. h. Geruch und Geschmack, noch am besten geeignet, das freie Hervorragen von nervösen Sinneshaaren, bez. nervöser Substanz, über die Epidermis zu gestatten. Bei den Wassertieren ist es in der ganzen Haut die Regel, und zwar noch bei Weichtieren so gut als bei Anneliden, allerdings mit mancherlei Localisation.

Bei den Wirbeltieren, deren Haut immer am stärksten umgewandelt erscheint, treten an deren Stelle die Nervenendigungen innerhalb der Epithelzellen, Kolbenkörperchen u. dergl., an Stelle von Barteln und Fleischfühlern Schnurrhaare und ähnliches. Der einzige Fleischtaster bei Landtieren scheint der von *Ichthyophis* zu sein, der früher erwähnt wurde. (Bei Landschnecken werden die Fühler ganz anders gebraucht als bei aquatilen, eine direkte Berührung, oder gar ein innig anschmiegendes Tasten wird möglichst gemieden).

Eine besondere Schwierigkeit machen die Seitenorgane oder

Schleimcanäle der Fische und Amphibienlarven, welche sich auf den Kopf in mehrfachen Linien fortsetzen. Wiewohl die Funktion dieser Seitenlinie noch ganz unklar ist (294. 295), so ist man doch allgemein zu der Annahme geneigt, sie lediglich mit dem Leben im Wasser in Zusammenhang zu bringen, — eine Thatsache, die der hier vertretenen Ableitung nicht günstig ist. Denn wenn die Organe, die bei niederen Tieren, vor allem bei gewissen Anneliden, vorgebildet sind, sich durchaus selbst bei erwachsenen Amphibien nicht mehr finden oder doch in völlig degenerierter Form, so wird es allerdings schwer verständlich,





Fig. 229. *Archegosaurus Decheni*. (Aus Hoernes.)

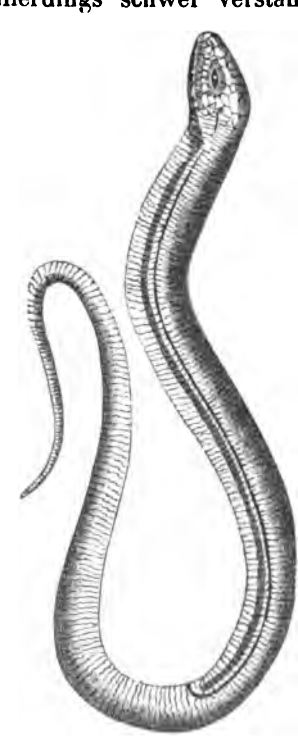


Fig. 230. *Scheltopusik*.

woher sie die Larven und Fische erhalten haben sollten. Hier darf man wohl die Vermutung aussprechen, dass diese Sinneswerkzeuge früher, vielleicht unter anderen Feuchtigkeitsbedingungen (Elektricität?) auch bei Landtieren bestanden haben. Stegocephalen zeigen die Lyra der »Schleimcanäle« auf dem Kopf sehr klar, ja bei *Archegosaurus* sollen sie erst an alten Schädeln sichtbar sein,*) und ob nicht die Seitenfalten mancher Echsen, der Zonuriden (*Zonurus*, *Pseudopus*) und die merkwürdigen, wie mit Kreuzstich genähten Seitenlinien der Amphisbänen

*) Für diese Kanäle bleibt eine andere Deutung möglich, welche sie zu den merkwürdigen Tastwerkzeugen der Cöcilien in Beziehung setzt (414).

Reste dieser Organe darstellen (bei den Seitenfaltern schützend eingezogen), bliebe doch wohl erst noch zu beweisen.

Das **Ohr** der Wirbeltiere ist namentlich in Bezug auf die schallleitenden Nebenapparate, die noch den Urodelen, einigen Anuren und Reptilien fehlen, vom Landleben beeinflusst, bis hinauf zur Ohrmuschel der Säuger, oder den Federbüscheln der Ohreulen; dieser Weg ist bekannt; und die Umwandlung einer Visceralspalte ist wohl durch das Landleben veranlasst. Dagegen bleibt es vor der Hand dunkel, inwieweit ursprünglich, in jedenfalls sehr alter Zeit, die Bildung des inneren Ohres, das jetzt noch eine Beziehung des Mediums zur Größe der Otolithen zeigt, wobei an die großen Hörsteine sowohl vieler Fische als Muscheln und Schnecken (*Bithynia*) u. a. erinnert sein mag, unter solcher Einwirkung stand; sollen doch die Seitenorgane vielleicht der

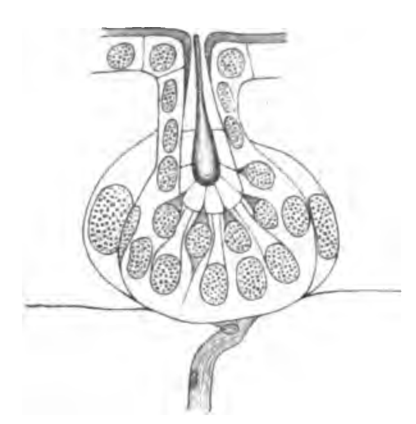


Fig. 231. Seitenorgan von *Ichthyophis*. (Nach SARASIN.)

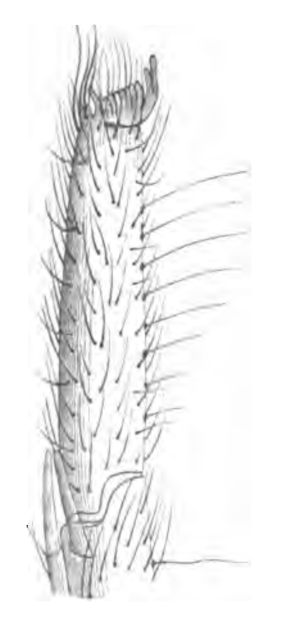


Fig. 232. Fuß von *Coelotes atropos* mit Hörhaaren. (Nach DAHL.)

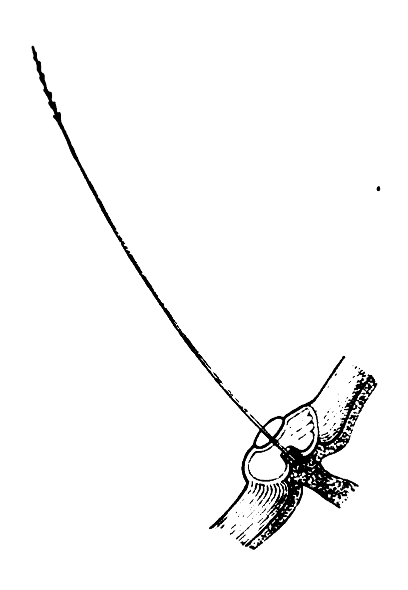


Fig. 233. Hörhaar, stärker vergr. (Nach DAHL.)

Perception von Wellen bestimmter Länge dienen, und Gymnophionenlarven noch Hauthörorgane besitzen (296. 328), daher die Canäle unseres

Ohres auf jene zurückgeführt werden.*) Um so eigenartiger ist die Entwickelung bei niederen Tieren. Bei Schnecken ist kein Unterschied wahrzunehmen außer der erwähnten Thatsache, dass singuläre, große Otolithen nur im Wasser vorzukommen scheinen. Bei Krebsen sind die Hörhaare in den zum Teil noch offnen Kapseln denen an den Beinen der Spinnen (334) an die Seite zu stellen. Bei den Insekten aber entwickeln sich Tympanalorgane an sehr verschiedenen Körperstellen (am Abdomen bei Acridiern, an den Schienen der Vorderbeine bei Locustiden, Otocysten an Dipterenfühlern u. dergl.). Und das führt auf eine sehr eigenartige Erwerbung als Folge des Landlebens, nämlich die der

Stimme.

Alles, was von niederen Tieren als Stimme beschrieben wird, bei Schnecken etc., ist höchst fraglich, weil man nicht weiß, ob man es nicht mit zufälligen Geräuschen zu thun hat. Bei den Arthropoden begegnen wir zum ersten Male willkürlich beabsichtigten Lautäußerungen, in Folge des harten Chitins von Stridulationsapparaten bewerkstelligt. (Was für Schnecken angegeben wird, infolge der Luftausstoßung aus der Lunge, ist vermutlich nur unwillkürlich und zufällig). Bei Krebsen, wie *Palinurus*, bleiben es knarrende Geräusche, bei den Lufttieren, den musikalischen Insekten, werden es musikalische Töne. Freilich sind sie uns bei weitem nicht in allen Fällen vernehmlich, wir hören z. B. nur die Stimme des Todtenkopfes, und doch scheinen fast alle Schmetterlinge das gleiche Stridulationsorgan zu besitzen (297). Wahrscheinlich steht die Erzeugung jener eigenartigen Gehörorgane mit den Stimmwerkzeugen in ursächlichem Zusammenhang.

Ähnlich ist es mit der Stimme der Wirbeltiere, wenn auch die Wahrnehmung stets von ihrem typischen Ohr geleitet wird. Fische, die eine Stimme haben, erzeugen vorwiegend Geräusche, sei es durch Muskelschwingungen (*Trigla*), sei es durch einen über einen anderen Vorsprung wiederholt weggeschnellten und damit knappenden Knochen (wie am Schultergürtel des neulich von Möbius beschriebenen *Balistes*), und diese werden meist durch die Resonanz der Schimmblase verstärkt. Am auffälligsten ist noch das allgemeine Trommelconcert, welches gewisse brasilianische Siluroiden während der Laichzeit aufführen. Eine Stimme, von den Luftwegen aus, mit Kehlkopfbildung, beginnt von den Ganoiden und Dipnoern an, d. h. bei sehr frühen Formen. *Protopterus*, aus dem Trockenschlafe erwachend, quäkt deutlich. Die Amphibien mit den mancherlei Schallblasen, erreichen bereits einen ziemlich hohen Grad der Stimmäußerung, die Reptilien weniger, die Schildkröten pfeifen, zischen und fauchen, Schlangen zischen, die Alligatorenmännchen brüllen laut während der Brunstzeit, der nächtliche Ruf der Geckonen hat ihnen den Namen verschafft. Bei den Vögeln und

*) Fraglich mag es bleiben, ob eine Beziehung zu den eigentümlichen Zellen im Seitenorgane der Nemertinen besteht, wie sie Bürger beschrieben hat (348. Fig. 113 ff).

den Säugern bis zum sprachbegabten Menschen steigert sich das Vermögen. Sehr wunderbar aber ist es, dass in der Wüste auch Echsen Schrillorgane nach Art der Heuschrecken (vielleicht, um diese anzulocken) ausgebildet haben, *Ptenopus* in Angra Pequena an der Kehle, *Teratoscincus* in Transkaspien am Schwanz durch eine Reihe großer, dachziegelig auf einander gelegter Schindeln auf der Oberseite. —

Angesichts der Erwerbung eigentlicher Stimmwerkzeuge aber allein bei solchen Tieren, welche nach unserer Auffassung dem Landleben ihre Entstehung verdanken, liegt der Schluss sehr nahe, dass auch die Gehörsempfindungen als solche erst auf dem Lande erworben sind. Bei den Wassertieren fehlen ja die Ohren vielfach (z. B. Anneliden), oder sie sind nach neueren Untersuchungen namentlich an den Otolithen als Orientierungsorgane für den eigenen Körper aufzufassen, so dass die Exstirpation der Otocysten Aufhebung der Gleichgewichtslage bewirkt (337. 338), bei *Octopus* z. B. Diese äquilibrische Funktion, die mit dem Gehör im engeren Sinne noch nichts zu thun hat, entwickelt sich auf dem Lande bei den Wirbeltieren, die auf höheren Hebelbeinen ruhen und daher bei dem Wegfall des tragenden Mediums der genauesten Gleichgewichtslage bedürfen, am weitesten in den drei halbkreisförmigen Kanälen, welche den drei Richtungen des Raums entsprechen, über die sie Auskunft geben (343). (Freilich wird diese Beziehung der anatomischen Anlage zu unserer geometrischen Begabung in neuester Zeit wieder in Frage gestellt. 413). Andererseits klärt sich, wenn wir so sagen dürfen, die Perception von außen herantretender und bereits im Wasser wahrgenommener Erschütterungen zur acustischen Funktion, die auf bestimmte Tonschwingungen Bezug erhält, parallel mit der Stimmentwickelung, welche bei Gliedertieren die Erzeugung ganz neuer Gehör- oder Tympanalorgane im Gefolge hat.

Auch das Auge zeigt mehr secundäre Abänderungen auf dem Lande, als Umwandlungen des eigentlichen Nervenendapparates. Fragen kann man vielleicht, ob die zusammengesetzten Augen der Arthropoden nicht ursprüngliche Landerwerbungen sind; doch führt das zu reinen Hypothesen. Bei den terrestrischen Wirbeltieren finden wir eine Reihe von Hilfseinrichtungen, Drüsen und Lidern. Immerhin könnten die letzteren auch anderem, mehr psychischen Anlass ihre Entstehung verdanken, dem Schlafbedürfnis nämlich bei größerer Complication und Gesamtleistung des Organismus; denn auch Cephalopoden schlafen mit geschlossenen Augen. Bei manchen Knochenfischen sind Andeutungen von Lidbildungen da, zumal bei Grundfischen wie den Pleuronectiden. Typische Lidbildungen finden sich indes doch erst bei Landtieren. Die Nickhaut, die vielen Selachiern zukommt, ist bei Anuren und Vögeln am stärksten entwickelt. Von den äußeren Lidern entwickelt sich das untere zunächst am kräftigsten, bei Reptilien oft mit hellem Fleck und dann schließlich, ein besonderer Schutz, mit dem oberen verwachsend. Die Säuger erreichen die höchste Vollkommenheit.

Inwieweit das Auge selbst durchweg verschieden gebaut ist bei Land- und Wassertieren, ist noch etwas zweifelhaft. So charakteristisch die kuglige Linse bei flacher Cornea für die Fische ist, so hat *Periophthalmus* doch neben der ersteren eine gewölbte Hornhaut entwickelt, *Anableps* mit der durch eine mittlere Hautbrücke gebildeten Teilung jedes Auges (ähnlich wie bei manchen Käfern) soll so schwimmen, dass die eine Öffnung außerhalb des Wassers, die andere unterhalb sich befindet, so dass dasselbe Auge gleichzeitig über und unter Wasser sich orientiert. — Die Drüsen, welche bei Landtieren das Auge schlüpfrig und feucht erhalten, beginnen mit einer gemeinsamen, aus dem Conjunctivaepithel eingestülpten Anlage, die sich dann in die Hardersche und die Thränendrüse differenziert, letztere, anfangs im Bereich des unteren Augenlides, rückt erst allmählich mehr nach dem äußeren oberen Winkel. »Die Hardersche Drüse kann sich wiederum aus zwei vollständig von einander zu trennenden Drüsen zusammensetzen, von denen die eine, wie bei *Lacerta* und *Agama*, ursprünglich eine Hardersche Drüse im Sinne einer inneren Ortibaldrüse, die zweite eine Nickhautdrüse im engeren Sinne des Wortes« (Sardemann 299). Bei Urodelen ist die Drüse noch indifferent, bei Anuren ist sie eine echte Hardersche, die Thränendrüse fehlt. Bei Reptilien fehlt sie gleichfalls bisweilen (Crassilinguier und Agamen), ist aber bei Schildkröten sehr groß. Bei den Säugern kommen schließlich noch die Meibomschen Drüsen für die Wimpern hinzu.

Embryonale Anpassungen in Folge des Landlebens.

Ob das Ei auf dem Lande oder im Wasser sich entwickelt, kann schwerlich für den darin eingeschlossenen Embryo gleichgiltig sein. Auf der einen Seite wird die Atmung dadurch beeinflusst, auf der anderen Seite bedarf der zarte Keim besonderen Trockenschutzes, eines derben Chorions u. s. f., und derartige feste Hüllen erheischen wieder besondere Hilfsmittel für den Durchbruch beim Ausschlüpfen; und solche fehlen nicht bei Insektenpuppen, die mit dem starken Zerfall und Wiederaufbau der Organe gar sehr an embryonale Zustände erinnern.

Des Amnions der höheren echten Landwirbeltiere von den Reptilien an ist schon gedacht worden (Fig. 211 S. 369), es gewährt dem in einer Flüssigkeit suspendierten Embryo in der That Trockenschutz. Dabei verquickt es sich sogleich mit der aus dem Enddarm ausgestülpten Allantois, die als Atem- (und Excretions)-organ sich über das Amnion weglegt.

Mit dieser letzteren Blase hat die Schwanzblase der Landpulmonaten eine gewisse Ähnlichkeit, wenn sie auch nicht vom Darm entspringt, sondern das hintere Sohlenende darstellt. Diese dünnwandige, von einem mesenchymatösen Muskelnetz durchspannte, pulsierende Blase hat den Zweck, das Blut in Cirkulation zu setzen neben der Atmung. Sie wird darin unterstützt durch eine Nackenstelle von ähnlichem Wesen.

Lange hat man wohl die Bedeutung überschätzt, bis man fand, dass auch marine Prosobranchier wenigstens Anklänge an solche Bildungen zeigen; aber die große flache Blase der ceylanischen *Helix Waltoni*, welche die Herren SARASIN entdeckten, hat zweifellos die Bedeutung einer echten Allantois. Interessant ist es, dass die Süsswasserpulmonaten in ihrer Entwickelung nichts derartiges besitzen; sie haben die Einrichtung vielleicht in Folge der Rückwanderung eingebüßt. Wahrscheinlich ist, dass sie noch gar nicht vorhanden war, so gut wie sie den Embryonen der Vaginuliden fehlen soll. Eine Art Brutpflege kommt manchen *Peripatus* zu. Arten, welche wenig Nahrungsdotter im Ei aufspeichern, behalten das Junge im Uterus, mit dessen Wand es, beinahe nach Art der Säugetiere, in Verbindung tritt, vom mütterlichen Organismus mit Nahrung versorgt.*)

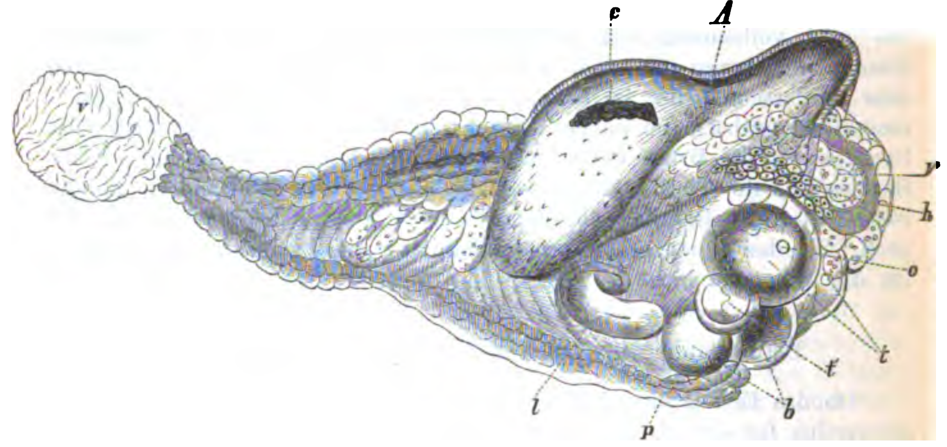


Fig. 234. Embryo von *Agriolimax agrestis*. *A* Mantel, *V* Dotter, *c* Schalenrudiment, *h* Urniere, *o* Auge, *t* oberer, *t'* unterer Fühler, *b* Lippenwülste, *p* Fuß, *l* Anlage der Radula, *v* contractile Schwanzblase. (Nach O. SCHMIDT.)

Die Atembeine der Insektenembryonen, vornehmlich das erste abdominale Paar, sind früher besprochen worden (Cap. 19).

Besondere Embryonalhüllen fehlen noch, außer dem Chorion, den Thysanuren. Dagegen haben die Myriopoden eine Art Amnion, und auch Scorpione haben eine Spur von Keimhüllen. Bei den eigentlichen Insekten sind die Bildungen außerordentlich wechselnd und ihre Kenntnis, die durch GRABER wesentlich gefördert wurde (300. 301), ist noch keineswegs abgeschlossen (212). Bei entoblastischen Formen

*) Lebendiggebären und Brutpflege können natürlich auch im umgekehrten Sinne erzeugt werden, bei jeder Anpassung an ungünstige, zunächst ungewohnte Verhältnisse, unter denen das Medium, sei es die Luft, sei es das Wasser, wohl immer in erster Linie steht. Beispiele hierfür giebt es nach beiden Richtungen, vom und zum Wasser, zahlreiche. Kürzlich wurde ein anderer Fall angeführt, wo die Ungunst eines kurzen und kalten Sommers ein ovipares Tier zu einem viviparen macht, die *Planaria alpina* nämlich in Hochgebirgsseen (ZSCHOKKE).

stülpt sich die Embryonalanlage mitten in den Dotter hinein, so bei Rhynchoten, bei Libelluliden. Die meisten sind ectoblastisch, es entsteht rings um den Embryo eine Blastodermfalte, Gastroptyche nach GRABER, die sich auf der Bauchseite vereint zu einem geschlossenen Sack mit doppelter Wand, dem inneren Amnion und der äußeren serösen Hülle, dem Ento- und Ectoptygma. Dabei liegt der Dotter auf dem

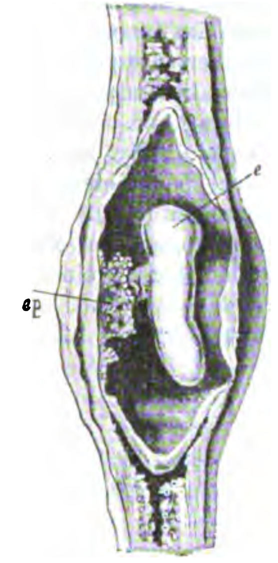


Fig. 235. Stück eines Uterus von *Peripatus Edwardsii*. *e* Embryo, *ep* Placenta. (Nach v. KENNEL, aus O. SCHMIDT-LANG.)

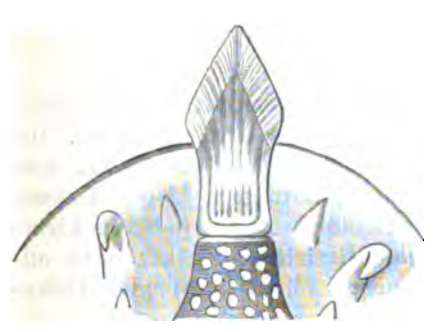


Fig. 236. Schnauzenspitze eines Embryos von *Lacerta vivipara*. (Nach LEYDIG.)

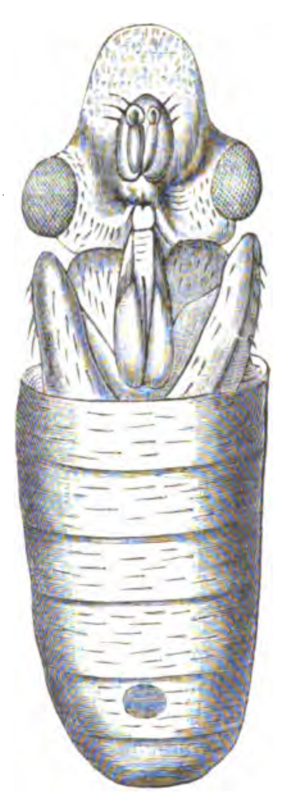


Fig. 237. Ausschlüpfende *Musca domestica*. (Aus HATEK.)

Rücken des Keimstreifs. Bei Hymenopteren wächst die Ringfalte nach oben und schließt den Rücken, den ganzen Dotter mit aufnehmend, bei Lepidopteren ist es ähnlich, doch wird nur ein Teil des Dotters eingeschlossen, ein anderer bleibt zwischen Ento- und Ectoptygma und wird nachträglich vom Embryo aufgefressen. Die Einzelheiten zu verfolgen, hat wohl hier noch keinen Wert, bei dem Fluss der Unter-

suchungen. Auffallend aber ist es, dass Phryganiden, Lepidopteren und Hymenopteren (nebst gewissen Musciden) in ihrer Keimhüllenbildung übereinstimmen (Emery), ein Grund mehr für ihre Zusammenfassung. Die Musciden nehmen, wie in anderen Beziehungen, eine Sonderstellung ein, sie erhalten keine volle Umhüllung, sondern nur kurze Seitenfalten, wobei das Schwanzende sich in den Dotter einstülpt. Die Muscidenpuppe kann aber im umgekehrten Sinne angeführt werden, insofern als ihr Vorderteil sich ganz neu im Innern bildet und die ursprüngliche Haut als schützende Haut darüber bestehen bleibt.

Wo infolge der Landanpassung die Eischale besonders stark geworden ist, kommen Werkzeuge zur Durchbrechung vor. Am bekanntesten sind die Eizähne der Reptilien und Vögel. (Fig. 236.) Auch die in den Eiern überwinterten Embryonen der Phalangiden scheinen die Eischale mittels eines Eizahnes zu durchbrechen (309). Eine gewisse Analogie bieten die cyclorhaphen Tonnenpuppen der Musciden, die beim Ausschlüpfen der Imago mit einem runden Deckel, einer Kugelmütze, aufspringen. Er wird abgesprengt durch eine weite ausstülpbare Kopfblase (Fig. 237), die auch beim erwachsenen Tier noch oft aus der Stirn durch Druck hervortritt.

Siebenundzwanzigstes Capitel.

Die Färbung der Landtiere.

Mit dem Auge ist die Färbung aufs innigste verquickt; zum mindesten operiert die Natur bei Färbungszüchtungen durch das Auge. Die Abhängigkeit muss noch viel weiter gesucht werden; trotzdem, dass wir jetzt Leben an dunkelsten Orten, am großartigsten in der Tiefsee, kennen, hängt es aufs engste mit dem Lichte zusammen und vom Lichte ab, von den Pflanzen an. Man wird den Gesichtspunkt gar nicht allgemein genug wählen dürfen und dennoch nur zu tastenden Orientierungsversuchen kommen.

Was ist Licht schlechthin? Alle äußeren Reize, die auf mechanischen Erschütterungen, Wellenbewegungen beruhen, und die gröber sind, als die Lichtwellen, können vermutlich vom tierischen Körper in irgend einer Weise percipiert werden und zwar um so leichter, je gröber sie sind. Nicht als ob alle wirklich wahrgenommen würden, sondern die Herausbildung aufnehmender Apparate kann durch Naturzüchtung sehr verschieden modificiert werden, woraus die verschiedene Qualität der Sinnesempfindungen entspringt; so mögen die Arthropoden höhere

Töne hören als wir, und Organe eines sechsten Sinnes mögen für noch andere Wellenlängen eingezüchtet sein.

Anders das Licht. Man möchte (ähnlich wie bei der Wärme) an eine Beziehung denken zwischen der Größe der Plasmamoleküle und der Wellenlängen, die wir als Licht bezeichnen; so allgemein giltig sind die an irgend einem Organismus aufgefundenen Gesetze für alle Lebewesen (vergl. auch 395). Was unser Auge als Licht, als Farbe empfindet, das wird ebenso wahrgenommen von augenlosen wie sehenden Tieren, es wirkt ebenso auf die Pflanzen; nicht als ob der Effekt derselbe wäre, der durch verschiedenartigste Anpassung vielmehr äußerst variabel ist, aber das Princip ist dasselbe. An den augenlosen Siphonen der *Pholas dactylus*, die äußerst lichtempfindlich sind, hat Raphael Dubois neuerlich nachgewiesen, dass dieselben Farben wirksam sind wie bei uns, und nur diese (302). Das Unterscheidungsvermögen für hell und dunkel besitzen bekanntlich sehr viele blinde Tiere, die meist lichtscheu sind, Regenwürmer, Milben, *Pauropus*, *Scolopender* etc., bei denen es aber meist noch an genauen Versuchen betr. der verschiedenen Teile des Spectrums mangelt (341). Die Chlorophyllbildung wird entsprechend beeinflusst. Dabei kommt ein ganz geringes Schwanken nach dem Infrarot und Ultraviolett zunächst nicht in Betracht, wiewohl auch dieses in Fällen, wo es früher behauptet wurde, wieder fraglich geworden zu sein scheint (bei Ameisen). Dürfen wir so weit gehen, wie wir es einleitend andeuteten, geradezu die erste Entstehung und Entwickelung der Lebewesen, die Steigerung der Vorgänge in noch unbelebten Protoplasmastoffen zur Generatio aequivoca in jene Zeit zu verlegen, als durch die dichte Dunsthülle das erste Sonnenlicht hindurchdrang, und zwar als rotes? Wie alle großen Züge ihre äußeren Ursachen haben, und mit bestimmten allgemeinen Änderungen unseres Erdkörpers zusammenhängen, so wahrscheinlich auch die Lichtempfindung. Auf das Rot der das grelle Licht scheuenden Florideen habe ich früher hingewiesen; es ist natürlich, dass rotes Licht rote Färbung erzeugte.

Rot scheint aber auch die erste Farbe der Tierwelt und der Augen gewesen zu sein*). Seine Verbreitung bei Schizophyten ist eine sehr große, bei Nostochaceen, beim roten Schnee u. s. f.; an der Grenze von Tier- und Pflanzenreich ist es fast regelmäßig vertreten, im Pigmentfleck der Euglenen, Monaden u. s. f. Besonders wichtig sind als Übergang nach der tierischen Seite hin die Purpurbakterien, deren Spectrum (bis weit ins Infrarot) durch Engelmann bekannt wurde**),

*) Es liegt nahe, hier die Tiefseetiere heranzuziehen, bei denen gleichfalls die schwächer brechbaren Farben, oft ein grelles Rot, vorwiegen. Doch sind die nach der Auffassung, die wir oben gegeben haben und nach der sie mehr eine secundäre Anpassung darstellen, wohl besser anders zu beurteilen. Wenigstens besteht die Möglichkeit, dass ihr Rot eine Complementärfarbe ist zu der grünen Phosphorescenz der zahlreichen leuchtenden Tiere, eine Schattenschutzfärbung also.

**) Wie mir Herr Dr. Zimmermann in Chemnitz, der durch seine Bakterienforschungen und Reinkulturen bekannt ist, mitteilt, überwiegen die roten und gelben Arten

deren Pigment, so gut wie das der erwähnten Schizophyten, zu den bei Tieren so häufigen Lipochromen gehört. Das älteste Chlorophyll scheint regelrecht mit solchem Rot verquickt zu sein, bei Bakterien und altertümlichen Tieren wiegt es vor. Für die letzteren wenigstens lässt sich eine große Menge von Thatsachen anführen, Thatsachen, die aus der Ererbung alter Zustände am besten, vielleicht allein erklärt werden können. Färbungen, die auf dem Hämoglobin des Blutes beruhen, sind natürlich auszuschließen. Unter den Dunkeltieren, die in Grotten oder im Innern anderer Organismen hausen und die im allgemeinen, nach Art der Parasiten, blass werden, giebt es eine Menge rote, Obstmaden, Larven von Zünslern, Wicklern, Motten schlechthin, die Raupe von *Cossus*, die Larve der Sattelmücke, *Cecidomyia equestris*, im Weizen, die der Pfriemenmücke, *Blyphus*. Die versteckt lebenden Chironomuslarven ebenso.*) Bei allen diesen fällt es auf, dass wohl grüne, nachträglich eingewanderte, und vorher den Blättern adaptierte, aber keine blauen darunter sind. Viele Thripslarven, und die der Cleriden sind rot. Rot sind zahlreiche Wanzen gefärbt an Körperstellen, die kaum je als Leuchtflecke Wert haben können, *Nepa* und *Ranatra* auf dem Rücken unter den Flügeln, *Reduvius* u. v. a. Man ist wohl geneigt, die matte Außenfarbe bei jenen für eine physiologische Färbung zu halten, d. h. eine solche, die ohne besondere Bedeutung einfach die Chitinfarbe ist (ähnlich der braunen Rinde der Bäume). Und doch dürfte sie auf secundärer Anpassung beruhen und das Rot das ursprüngliche sein. Lumbriciden und Tubificiden sind meist rot, ohne dass irgend ein Nutzen daraus zu folgen scheint. Ebenso ist Rot die Urfarbe bei den ältesten Arthropoden, die bis in die allerältesten versteinerungsführenden Schichten zurückreichen, bei den Krebsen, bei denen wir ja die Beharrlichkeit dieses Pigments kennen; aber auch die so altertümlichen Formen, wie Copepoden und Cladoceren, sind vorwiegend rot (Blau kommt als männliche Schmuckfarbe hinzu, 342); selbst die pelagische Durchsichtigkeit vieler ist nur secundär erworben, *Sida cristallina*

---

die blauen reichlich um ein mehrfaches. Aber auch unter den höheren Pilzen kommen genug lebhafte Farben vor, welche als Anziehungsmittel zu gelten haben, betr. Sporenaussaat durch Tiere. Im Ganzen sind die lebhaften Farben seltener als bei Blütenpflanzen, von denen im Ganzen etwa 4 % unscheinbar sind. Bei den Pilzen haben ungefähr 73 % unscheinbare Farben. Unter denen, welche gefärbt sind, wiegt aber Rot (oder Weiß) vor. Die Pezizen sind oft grell rot, namentlich hoch aber ist der Anteil attraktiv gefärbter Formen unter den Phalloideen, von denen nur 2 % unscheinbar aussehen. Nicht weniger als 90 % sind aber rot oder weiß; kurz, wir sehen auch hier das Rot stark überwiegen (421).

*) Viele von diesen Insekten haben mit den meisten Fliegen u. a. die auffallende Eigentümlichkeit gemein, dass ihre Larven lichtscheu, negativ heliotropisch sind, die Imagines aber positiv, worauf Löb hinwies (463). Die ersteren sind hier wohl dem Ursprung näher, oder man hat sich einen indifferenten Zustand zu denken, von dem aus die Larven nach der einen Seite, die fertigen Tiere nach der anderen sich anpassten, wobei grelle Gegensätze nur bei vollkommener Metamorphose durch die Puppenruhe ausgeglichen werden. Die *Campodea* und campodeaartigen Larven fallen wohl mehr in ein solches indifferentes Gebiet der Dämmerung.



ist gelegentlich rosa gefleckt, neuerdings auch von Zacharias ganz rosa gefunden worden. — Bei Seetieren liegt der Fall anders, teils wegen der verschiedenen Absorption der Lichtstrahlen im Wasser, teils wegen der Rotzüchtung durch die Florideenwiesen. Doch dürften rote Anneliden, wie der blutrote *Polygordius purpureus*, oder Serpuliden (und vielleicht das Vorwiegen des Rot bei Tiefseetieren) auf die gleiche alte Bedeutung hinweisen, noch mehr, weil äußerst überraschend, das grelle Rot pelagischer Cephalopoden, wie *Loligo*, oder unter den Pteropoden *Clio*. Ob man nicht auch bei Fischen, namentlich farbenfreudigen und farbenwechselnden, häufig das Rot vorwiegen sieht? oder das Rot an den unterständigen Flossen beim Barsch, bei der Rotfeder u. a. hierher gehört? oder unter den Amphibien der häufig rote Bauch? oder die gelben und gelbroten Flecken bei *Salamandra maculosa*? Mereschkowski will das Tetronerythrin, aus der Rose der Waldhühner, bei den meisten niederen Tieren wiederfinden.

Es ist zu erwarten, dass dem ursprünglich roten Licht und der roten Schutzfärbung auch ein rotes Augenpigment entspricht. Und dem ist in der That so. Sehr viele Augen bei niederen Tieren — von den Augenflecken der Protisten abgesehen — sind rot gefärbt, bei den Rädertieren am häufigsten; bei vielen Fliegen sieht man es wohl deutlich. Augen von Strudelwürmern, die in die tiefere See hinabsteigen, werden rot. Der Sehpurpur an secundären Augen, wie er auch bei Mollusken (*Pecten*) nachgewiesen ist (352), dürfte ein Erbteil aus uralter Zeit sein. Vielleicht aber lässt sich ein letzter Anklang selbst noch bei den Tieren finden, die sich, wie keine anderen, am freiesten dem intensiven Lichte aussetzen. Die gelben und roten Tropfen in den Zäpfchen der Vogelretina mögen wohl dazu da sein, um noch möglichst viel von der linken, schwächer brechbaren Seite des Spectrums zu erhaschen. Unter diesen Gesichtspunkt gehört wohl auch die Thätigkeit des schwarzen Pigments in der Chorioidea der Vertebraten und Evertebraten. Mochte nicht bei anfangs schwächerer, mehr roter Beleuchtung das rote Pigment schlechtweg genügen, um das Licht aufzufangen? Je greller letzteres wurde, um so mehr entwickelte sich das Schwarz, teils um, nach alter Auffassung, die blendende Reflexion der Strahlen zu verhindern, teils um die Lichtmenge zu regulieren nach der Intensität. Letzteres geschieht durch die Beweglichkeit des schwarzen Farbstoffes, der, nach Art anderer Chromatophoren, des Ortswechsels fähig, die Stäbchen nach Bedarf frei lässt oder einhüllt, wie früher Engelmann und Kühne und neuerdings S. Exner (für Insekten) gezeigt haben (303. 304). Ob schließlich der intensive Eindruck, den das Rot als Schreck- (als Krieger-) Farbe durchweg hervorruft, nicht auf der alten Empfänglichkeit der Netzhaut beruht? Somit möchten die stärker brechbaren Farben im Tier- und Pflanzenreich erst später erzeugt sein; ich muss es dem Leser überlassen, die Schlüsse daraus für Blüten und Landtiere zu ziehen; wirklich blaue Säuger giebt es selbst jetzt noch nicht, auch bei Landschnecken ist Gelb und Rot am häufigsten (Limaces, *Ennea*). Die

lichtfreudigen Vögel haben viel Blau (die intensivste Färbung nach der blauen Seite hat als eine eigenartige Folge moderner Lichtwirkung naturgemäß der Ozean erzeugt, die Oberseite pelagischer Fische, *Salpa mucronata* u. a., *Janthina*, *Velella*, *Porpita* etc. etc.). Betr. der Blütenpflanzen, die nicht mit Rot, sondern mit dem Grün des Chlorophylls einsetzen, ist neuerdings eine interessante Hypothese über die Entstehung der blauen Blumen aufgetaucht, durch Cockerell (411). Zu denjenigen Gewächsen, welche das meiste Licht auszuhalten haben, gehören sicherlich die alpinen, deren zwerghafter Wuchs und knappe Blattbildung sich ja aus der Kürze der für das Wachstum maßgebenden Nächte erklärt. Nirgends aber herrscht so zahlreiches und reines Blau neben Carmin vor, als bei ihnen. Ja es giebt nur wenige blaue Pflanzen, welche keine alpinen Verwandten haben. Umgekehrt soll Gelb durch feuchtes Klima, vielleicht besser, da den Gebirgen die Feuchtigkeit nicht fehlt, durch bewölktes Klima begünstigt werden, also eine direkte Beziehung zur Quantität des Lichtes. Die Parallele mit der Tierwelt liegt nahe genug.

Einen besonderen Einfluss übt das Landleben auf die Beständigkeit der Färbung. Natürlich giebt es auch Legionen von Wassertieren von constantem Aussehen; dennoch wird der Farbenwechsel, die sich ändernde Anpassung an die Umgebung in Folge der chromatischen Funktion, ceteris paribus bei Wassertieren viel häufiger getroffen. Unter den Arthropoden besitzen Krebse das Vermögen, *Idothea tricuspidata* ist wegen der Vielseitigkeit wechselnder Schutzfärbung berühmt; die terrestrischen Gliedertiere haben es wohl völlig eingebüßt und sind zu ständiger Anpassung gezwungen. In oder unter weicher Schleimhaut ist das Spiel der Chromatophoren noch am leichtesten möglich; Landschnecken, zumal nackte, sind noch ziemlich veränderlich. Die Amphibien sind allgemein bekannt, die stärkste Farbenanpassung mit schnellem Wechsel von Gold, Blau, Rot, Braun u. s. w. zeigen wohl brasilianische Laubfrösche*); sie mögen mit den Fischen wetteifern. Fast noch lebhafter wird das Spiel, oft unter dem Einfluss psychischer Erregung, bei Echsen, bei *Agama* noch viel mehr als beim Chamäleon, auch manche Geckos können sich der Unterlage etwa von Braun bis Weißgrau adaptieren, so ein *Hemidactylus* vom Kongo (305). Die übrigen Reptilien scheinen die Fähigkeit eingebüßt zu haben. Wenn aber aus Schuppen Federn und Haare werden, ist es mit dem Vermögen vorüber, oder vielmehr, der Farbenwechsel vollzieht sich allmählich, mit dem Wachstum oder mit den Jahreszeiten. Daher die Wichtigkeit der wechselnden Färbung für die Enthüllung der Phylogenie (372). Das Weißfärben vieler Vögel und Säuger im Winter, das langsame Weißwerden des Weißwales, *Beluga leucas*, eines Rückwanderers, der im vierten und

*) Eine *Bufo calamita*, die ich an der südportugiesischen Küste fing, war über und über gleichmäßig seidenschwarz, nur mit goldener Iris als Abzeichen; beim Transport wurde sie, wie gewöhnlich, weißlich und grün.

fünften Jahre noch braun ist, später grau und endlich weiß wird und nun schlafend von treibenden Eisschollen nicht mehr zu unterscheiden ist, gehört hierher. Sommer- und Winterkleid sind ja sehr häufig verschieden, namentlich aber drückt sich im Hochzeitskleid, das durch Haarwechsel oder Mauser, daneben auch durch stärkeren Säftezufluss erzeugt wird, ein Rest des Farbenwechsels aus. Änderungen des Körperumrisses, die mit dem Geschlechtsleben zusammenhängen, können auch bei Fischen nur allmählich wachsen, Verlängerung von Flossen und Flossenstrahlen, die Warzen der Cypriniden, die Schwarte der Salmoniden, so gut wie das Geweih der Hirsche; den plötzlichen Farbenwechsel aber haben jene voraus.

Im Ganzen ist wohl der Farbenreichtum auf dem Lande größer, als im Meere, das freilich auch von grellen Farben wimmelt. Aber der großen Wasserwüste der hohen See stehen doch nur die an Tieren, zum mindesten an Arten nicht allzu reichen erdfarbenen Wüsten und weißen Polargebiete gegenüber, während überall, wo blumengeschmücktes Grün herrscht (und das ist das größte Areal der Festländer), auch ein bunter Wechsel tierischer Färbungen sich ausbildet.

Aus der großen Fülle von Thatsachen, welche die Ausmalung des Kleides der Landtiere betreffen, sei schließlich nur auf ein Gesetz hingewiesen, das durch die verschiedenen terrestrischen Hauptgruppen, die Schnecken, Insekten und Amnioten, gleicherweise hindurch zieht. Es ist das die merkwürdige phylo- und ontogenetische Aufeinanderfolge von Längsstreifung, Fleckenauflösung und schließlicher Querstreifung, die sich überall wiederfindet. Für die Raupen hat es bekanntlich Weismann erwiesen, für die Echsen Eimer (396), für die Schlangen Franz Werner (397), für die übrigen Amnioten Eimer. Bei den Säugetieren tritt es ein, nachdem die letzten Spuren metamerer Anlage in verschiedener Haarlänge über und zwischen den Wirbeln bei niederen Formen, d. h. die Trichomerie (398), überwunden sind. Für die Schnecken, namentlich unsere großen Limaces, konnte ich es erweisen, zu eigner Überraschung bei der so sehr verschiedenen morphologischen Grundlage. Wiewohl die Erklärung kaum völlig befriedigt, ist es doch wohl noch das beste, die Ursache in der monocotylen Flora mesozoischer Zeiten zu suchen, zumal wir finden (s. Cap. 28), dass eine noch ältere reiche Pflanzenwelt von den Landtieren sehr wenig beachtet wurde.

Achtundzwanzigstes Capitel.

Die Nahrung der Landtiere.

Die Notwendigkeit, die ersten Landtiere auf Zeiten zurückzuführen, welche sicherlich bis ins Cambrium, wahrscheinlich aber noch viel weiter zurückreichen, schließt eine nicht leicht zu beantwortende biologische Frage ein; denn die Paläophytologie zeigt, dass die kräftigere Entwickelung der eigentlichen Landflora erst beträchtlich später beginnt, ja dass die Kryptogamen erst im Carbon ihren Höhepunkt erreichen, als Angiospermen noch ganz fehlten. In der Gegenwart wird man aber im Großen und Ganzen geneigt sein, die Grundlage der Ernährung auf dem Lande in der Phanerogamenwelt, zum mindesten in den grünen Blättern, zu sehen. Die Raubtiere, aus allen Tierklassen, leben von anderen Tieren, und diese von Pflanzen, die ihrerseits den wirtschaftlichen Übergang zum Anorganischen vermitteln. Unter Säugern, Vögeln und Reptilien wird der Kreislauf wohl durchweg dieser sein, und das tritt um so klarer hervor, als die niederen Landvertebraten, die Amphibien und Reptilien, vorwiegend carnivor sind, die ersteren auf dem Lande ausschließlich, während ihre Kaulquappen den langen gewundenen Darm ebenfalls mit pflanzlicher Nahrung füllen, so gut wie merkwürdigerweise die winterschlafenden Alten neben Sand unverdaute Blätter und Samen im Magen haben (399).*) Bei den Reptilien haben sich in neuerer Zeit die Fälle gemehrt, in denen Phytophagie beobachtet wurde. Bei ausgestorbenen kommen in viel höherem Maße ganze Gruppen von herbivoren vor.

Im allgemeinen ist infolge des Pflanzenlebens der Stoffumsatz auf dem Lande wohl ein einfacherer, als im Meere, wo die Kette der Consumenten von den Pflanzen hinauf bis zu den Wirbeltieren meist viel länger wird. Peridinien und Diatomeen, Copepoden, Heringe, Schellfische, Haie bilden eine Reihe, auf die man öfters hingewiesen hat, und wenn sich Möwen und Delphine am Schmause beteiligen, so wird durch eine ganze Anzahl von Stufen das Anorganische allmählich in den Vogel- oder Säugetierleib übergeführt; und so namentlich in den kälteren Meeren, wo nach der vorjährigen deutschen Expedition das Plankton viel reichlicher ist. In den Tropen, wo es zurückzutreten scheint, muss

*) Der Annahme, dass die Anuren von pflanzenfressenden Vorfahren abstammen, weil die Larven vielfach Pflanzen fressen, ist oben bereits entgegengetreten. Die Beurteilung rechnete vielmehr teils mit einem Rückschlag in frühere Formen, mindestens mit einer Rückwanderung ins Wasser, teils hat sie, was die Ernährung anlangt, darauf hinzuweisen, dass die höheren ins Wasser zurückgewanderten untergetauchten Gewächse eine gewebliche Umwandlung durchmachen, welche sie den niederen Kryptogamen stark nähert.



notgedrungen die Kette meist noch complicierter werden. Hier müssen wohl außerdem die organischen Sinkstoffe, welche die Ströme zuführen, zusammen mit der Algenvegetation der Litoralzone die pflanzlichen Vermittler sein, von denen die gesamte Tierwelt der Hoch- und Tiefsee in letzter Instanz sich nährt, indem eines das andere oder dessen Reste verzehrt. Im allgemeinen sind es wohl nicht eben viele Geschöpfe, die direkt vom Tang sich nähren, vor allem wenig höhere; und die treibenden Tangmassen der Sargassoseen beherbergen zwar eine eigentümliche, aber doch artenarme Fauna, die meist nicht auf die Algen, sondern auf höchst energische gegenseitige Vertilgung angewiesen ist. Relativ hoch stehen bereits als eine Klasse, die lediglich auf den Verbrauch kleinster organischer, lebender oder toter, meist vegetabilischer Partikelchen sich beschränkt, die Muscheln, in der That eine ganz speciell auf solche Ökonomie eingerichtete Gruppe.

Ganz anders auf dem Lande. Gerade die höchste Klasse, die der Säuger, zeigt hier den einfachsten Kreislauf im Stoffwechsel. Die sämtlichen Wiederkäuer, viele Nager, Beutler u. s. w. entnehmen ihren Bedarf unmittelbar dem Pflanzenreiche, ebenso zahlreiche Vögel, wiewohl bei denen schon eine exclusiv vegetabilische Ernährung zu den Ausnahmen gehört. Ausschließlich herbivor scheinen fast nur die Musophagen zu sein, vielleicht noch das singvogelartige, in der äußeren Erscheinung an die Pisangfresser erinnernde Schopfhuhn, *Opisthocomus cristatus*, das seinen Kropf hauptsächlich mit dem Blatt, der Spatha und den Beeren eines Arum füllt und entsprechend ausgebildet hat (325), beide also Specialisten im Stahl'schen Sinne. Die Tukane und Nashornvögel, an die man bei ihrer Schnabelbildung denken könnte, verschmähen weder Insekten, noch Nestlinge, noch Fleisch in allerlei Form. Überhaupt sind die meisten Vögel, die man gewöhnlich als Pflanzenfresser anführt, keineswegs so einseitig, die Hühner sind zum großen Teile geradezu fleischgierig, von unseren Feldtauben wissen wir, dass sie sehr häufig kleine, nicht selten aber auch größere Gehäuse- und Nacktschnecken mit auflesen, selbst die Honig- und Blumensauger, *Cinnyris*, *Nectarinia*, *Philedon*, dürften gelegentlich Insekten nicht verschmähen, unsere sämtlichen körnerfressenden Singvögel sind, besonders während der Brutzeit, auch Kerfjäger, die Strauße sind geradezu omnivor, trotzdem man für die Zucht von *Struthio* Kleefelder als nötig erachtet. Die Papageien, mit ihrer fleischigen Zunge, sind zwar Feinschmecker, die allerlei Samen und Früchte auswählen, wenn auch einer selbst, *Stringops* (Fig. 238), jedenfalls unter starkem Zwange der Not, von Farnen, Wurzeln, Grasspitzen und Sprossen sich nährt, die Wellensittiche leben ausschließlich von Grassamen; gleichwohl wissen wir, wie gern sie in Gefangenschaft Fleisch annehmen, Knochen abnagen, und selbst unter den Trichoglossen, die so ganz auf Blüten angewiesen erscheinen, hat sich *Nestor* in Neuseeland verhasst gemacht durch die Gier, mit der er die Schafe verwundet, um Fleisch und Blut zu genießen. Kurz man kann füglich beinahe die Frage aufwerfen, ob überhaupt irgend ein Vogel gelegentlichem Fleisch-,

zum mindesten Insektengenuss, völlig abhold sei; und der erwähnte Fleischbedarf namentlich in der Jugend deutet erst recht auf früher allgemeinere Sarcophagie.

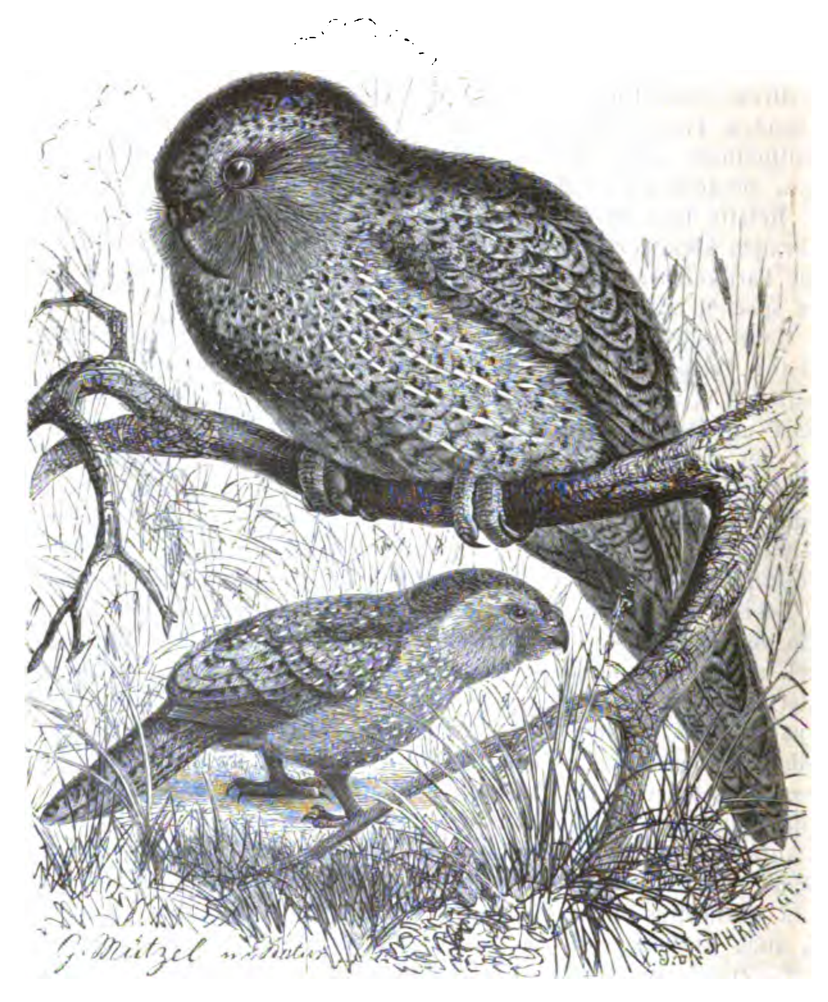


Fig. 238. *Stringops.* (Nach BREHM.)

Unter den lebenden Reptilien stellt sich das Verhältnis bereits ganz anders, sie sind vorwiegend carnivor. Erst in neuerer Zeit hat man mehr auf die Thatsache geachtet, dass manche Echse, von der man es nicht erwartete, Pflanzen genießt, v. FISCHER namentlich, der treffliche Züchter, hat vieles beobachtet (307), ebenso KNAUER (57). Aber schon der Umstand, dass man durch derlei Befunde überrascht wurde, zeigt die ursprüngliche Überzeugung vom Gegenteil. Die Krokodile scheinen vom Pflanzengenuss gänzlich ausgeschlossen, ebenso die Schlangen. Und

dennoch fand Hornstedt im Magen der seltenen Warzenschlange, *Acrochordus javanicus*, Früchte, horribile dictu! (62). Unter den Schildkröten nährt sich *Testudo graeca* von saftigen Kräutern, Früchten, Würmern, Schnecken, Kerfen, die südamerikanische *T. tabulata* dagegen wahrscheinlich von Baumfrüchten, mit denen ihr der Tisch in Amazoniens Urwäldern stets reich gedeckt ist. *Terrapene carinata*, die Dosenschildkröte aus Nordamerika, dem Eldorado der Testudinaten, frisst Beerenfrüchte, kleine Pilze, tote Fische, Schnecken, Würmer. Die Seeschildkröten sollen sich zum Teil von Fleischkost, zum Teil von Tangen ernähren. Unter den Echsen, deren bei uns heimische Arten sämtlich carnivor sind, genießen doch auch *Lacerta viridis* und *ocellata* gelegentlich Blätter, und *Lacerta*



Fig. 239. *Uromastix spinipes*. (Aus Martin.)

muralis von der Baleareninsel Ayre Früchte (Semper), obenan aber steht wohl *Uromastix*, der Dornschwanz, als Pflanzenfresser. *U. spinipes* soll sich nur von Pflanzenkost nähren, eine andere Art frisst nur gelegentlich daneben Insekten (238), der bengalische *U. Hardwickii* ist gar ein Körnerfresser. Der Drusenkopf von den Galapagos-Inseln lebt hauptsächlich von Akazienblättern und löscht seinen Durst an saftigen Cacteen, *Amblyrhynchus cristatus*, die Meerechse ebendaher, taucht gar nach Darwin's berühmter Schilderung nach Seetangen. *Tejus monitor* nährt sich von Mäusen, Würmern, Kerfen, Vogeleiern und Früchten; ob er aber, wie die südamerikanischen Indianer versichern, wirklich Früchte für die ungünstige Jahreszeit sich aufspeichert, darf noch bezweifelt werden. Die Leguane fressen Blätter und Insekten, die Segelechse, *Lophiura amboinensis*, Beeren, Körner, Wasserpflanzen, Gemüse und

Würmer. *Trachysaurus*, *Plestiodon Aldrovandi* genießen Tiere und Pflanzen, selbst *Stellio vulgaris*, der Hardun, frisst Blätter, und die altertümlichste aller Echsen, *Hatteria*, nimmt außer Tieren Früchte an.

Die Amphibien sind, wie erwähnt, im erwachsenen Zustande reine Sarcophagen.

Somit stellen die jetzigen Quadrupeden des Landes eine Reihe dar (238), die in aufsteigender Linie immer mehr reine Pflanzenfresser hervorbringt, — ein Zug, der ganz gewiss nicht der tieferen Begründung in der allgemeinen Physiognomie der Stereosphäre, wie sie sich allmählich herausgebildet hat, ermangelt.

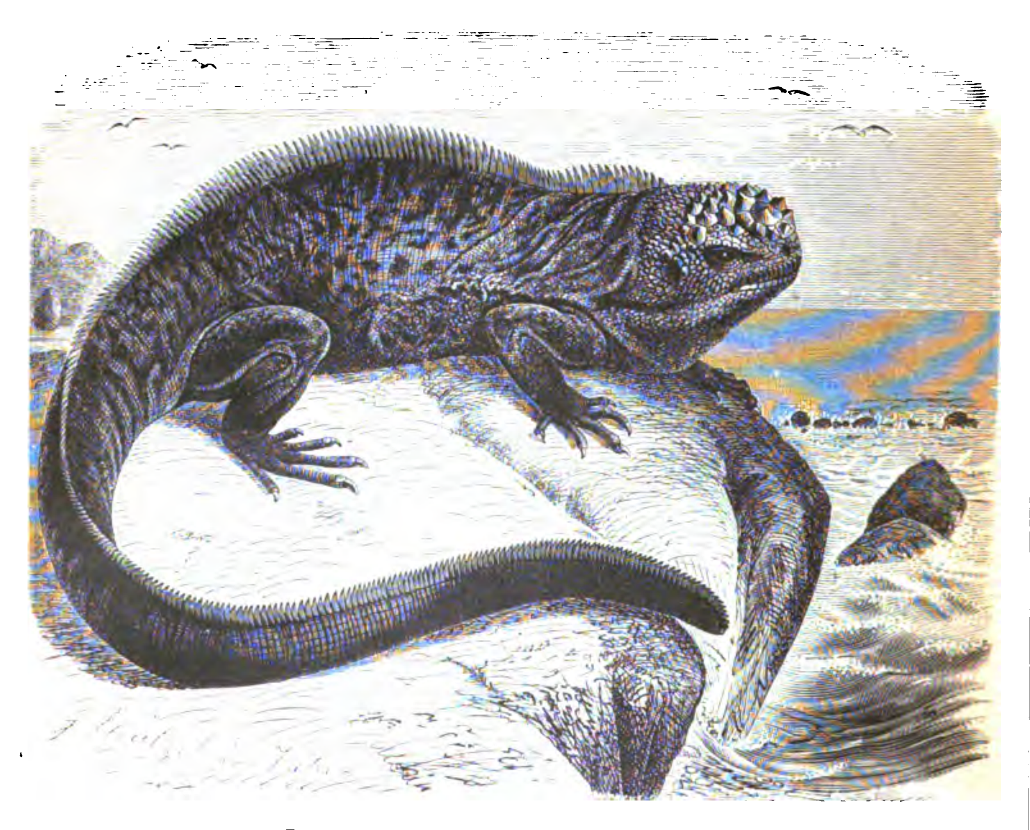


Fig. 240. *Amblyrhynchus cristatus* 1/4. (Nach Brehm.)

Ganz ähnliches aber lässt sich zeigen für die Wirbellosen, die wiederum die Grundlage abgeben für die carnivoren Vertebraten, so weit sie nicht ihre Brut innerhalb des eigenen Typus suchen.

Die Wirbellosen, wie sie jetzt dastehen, sind in die innigste Wechselwirkung zu der Pflanzenwelt getreten; und die Anpassung der Insekten in ihren verschiedenen Stadien an die verschiedenen Teile der Gewächse, Wurzeln, Stamm, Rinde, Blätter, Blüten und

Früchte ist geradezu fabelhaft. Fast die ganze höhere Pflanzenwelt hat sich mit den Kerfen und durch dieselben herausgebildet. Trotzdem ist es leicht, nachzuweisen, dass alle diese Anpassungen relativ jungen Alters sind, dass die Vegetabilien von Anfang an nicht die Basis gebildet haben können, auf Grund deren der Reichtum der niederen Landtierwelt entstand. Schon die Thatsache, dass die früheren Landpflanzen, die Kryptogamen, fast durchweg gemieden werden*), — mit einer gleich zu erörternden Ausnahme, — giebt uns den Beweis in die Hand. Es ist bekannt, dass selbst die Herbarien der Moose, Farne, Schachtelhalme, Bärlappe u. s. w. (sowie der Gräser) viel weniger von den Angriffen der unerwünschten Museumsgäste zu leiden haben, als die der Angiospermen (368). Etwas anders schon stellen sich die Coniferen, sie, die so außerordentlich weit in den Sedimentablagerungen zurückreichen. Wenn man aber bedenkt, dass die Nadelhölzer ursprünglich wohl nicht die Uferflora bildeten, sondern die der Höhen, so sind auch sie wahrscheinlich bei der Erörterung der Frage, was die ersten Landtiere genossen, auszuschließen. Marine Tiere, welche in der Uferzone des Meeres polyphag leben, haben natürlich keine Schwierigkeiten bei dem Übergange aufs Land, die vielseitigen Brachyuren z. B., wie denn eine auf den Bergen von Ascension schließlich als Krautfresser die Gärtnerei sehr stark beeinträchtigt, während andere, wie der räuberische *Grapsus* auf den Felsen von St. Paul, sich von den Eiern und Jungen der Vögel nähren (400). Solche dagegen, die ausschließlich oder vorwiegend einer Nahrung und, wie es im Meere am häufigsten, einem Beutetiere nachgehen, treffen selbstverständlich auf die stärksten Hindernisse. Doch wissen wir gerade von der Ernährung noch so wenig genaues, dass wir daraus keine bestimmten Schlüsse ziehen könnten. Diejenigen Geschöpfe, die bei der Ebbe auf dem Lande zu leben sich gewöhnt haben und während dieser Zeit auch rege sind, sind entweder sarcophag oder ernähren sich von verwesenden Tangen, unter denen sie Schutz und Feuchtigkeit suchen. Zu letzteren dürften etwa die Sandhüpfer und mancherlei Würmer gehören, wie der *Archenchytraeus Moebii* unserer Küsten (401). Es scheint aber, dass diese Ernährung die ursprünglichste terrestrische ist. Von den verwesenden Tangen war dann der Übergang leicht zu verwesenden Pflanzen, anfangs kryptogamen. Vielleicht mochte auch die Algenbedeckung der feuchten Uferränder in Betracht kommen; die spielt aber fast keine Rolle, wenn wir einen Vergleich mit der Gegenwart ziehen. Es sind wohl auch manche Kleintiere auf die Algen, Nostochaceen etc. angewiesen, während von Moder noch jetzt fast aus allen Gruppen der Evertebraten kleine und große Vertreter sich nähren. Der Moder bietet aber des Nahrhaften wenig, denn die Kohlehydrate überwiegen besonders in der wenig verdaulichen Form der

*) Brischke (419) fand bei besonderer Aufmerksamkeit auf Farnkräutern nicht mehr als elf Insektenarten (vier Hymenopteren, zwei Schmetterlinge, vier Dipteren und eine Wanze).

Cellulose, und die übrigen wertvolleren Substanzen, besonders das Protoplasma, werden zuerst und schnell so weit zersetzt, dass sie für die Assimilation durch den Tierkörper untauglich sind. Dahingegen ist es äußerst wichtig, dass sich von Anfang an die Verwesung auf dem Lande mit Hilfe derselben Bakterien vollzogen hat, welche sie jetzt vollziehen; Bakterien aber scheinen nach den neueren Untersuchungen ganz oder zum allergrößten Teile nur Kerne zu sein, d. h. doch wohl die allerconcentrierteste Form belebten Eiweißes (vielleicht von Dotterplättchen abgesehen) und daher sehr tauglich.*) An die Bakteriennahrung im Moder würde sich die von größeren Pilzen, zunächst Ascomyceten, Schimmel-, Rostpilzen u. s. w. bis hinauf zu den Hüten der Basidiomyceten anschließen, andererseits die Verquickung der Pilze mit Algen, die Flechten; die Moderpilze leiten aber eben so gut über zu dem abgestorbenen, schließlich zum lebenden Holze, sie bilden die Brücke zu den tierischen Leichen und tierischen Auswurfsstoffen, zur Coprophagie, ja vielleicht haben sie vielfach, sei es unmittelbar oder durch die Vermittelung der Cadaver, zur carnivoren Lebensweise übergeleitet; denn wenn man auch jetzt erwiesen hat, dass der Stickstoffgehalt der Pilze zum guten Teil nicht auf Rechnung ihres Eiweißes zu setzen ist, wenn sie also keinen vollen oder auch nur annähernd genügenden Ersatz für Fleischkost gewähren können, so fällt es doch bei vielen niederen Tieren auf, dass Pilzfresser und Raubtiere oft nahe verwandt sind im System. Endlich geht es von Pilzen oft genug über zu zarten Pflanzenteilen, aber wie gesagt nur zu zarten, wahrscheinlich mit der dünnsten Epidermis, oder wegen des, wenn wir so sagen dürfen, verfeinerten Zelleninhaltes; so werden bunte Blumenblätter lieber genommen als grüne Laubblätter; von diesen aber junge Keimblätter lieber als derbe ältere, definitive. Erst auf diesem Umwege werden herbivore Geschöpfe erzeugt, und oft genug noch sehen wir saftige Teile unserer Gemüsepflanzen von Tieren befallen, die sonst Blätter meiden. Beispiele für diese Entwickelung sogleich. Bemerkenswert bleibt, dass z. B. die Lebermoose selbst, die so weich und zart erscheinen, doch wohl nur äußerst selten gefressen werden.

Es verlohnt sich, hier auf den großen Unterschied und doch auch wieder die parallele Entwickelung des allgemeinen Haushaltes auf dem Lande und im Meere hinzuweisen. In beiden Fällen scheinen Protophyten die Grundlage abzugeben für den gesamten Kreislauf der Ernährung, im Meere die Peridinien und Diatomeen, auf dem Lande die Bacillen, welche, trotz dem leuchtenden Bacillus u. a., jedenfalls in der See zurücktreten. Man könnte in der Kernnatur der letzteren bereits

*) Wenn die erste Form der Verdauung in der direkten Aufnahme der festen Nahrungspartikelchen in Wanderzellen besteht, dann liegt es nahe, hier auf die Bedeutung der Phagocyten für die Abwehr von Infektionsstoffen hinzuweisen. Sie fressen noch jetzt die in die Organismen eindringenden Bakterien, vielleicht eine uralte oder die älteste Form der Landernährung.



einen Ausdruck finden für die allgemeine Differenz der Medien, insofern als das wasserreichere Zellplasma auf dem Lande gespart ist, trotzdem dass das aktive Leben nur auf feuchtem Substrat sich abspielt. Das nebenbei; wichtiger ist die grundverschiedene Natur der beiden Protophytengruppen; jene marinen vermitteln unmittelbar die Verwertung der Sonnenstrahlen für die Bereitung des Anorganischen zur Kost der Tiere, die terrestrischen Bacillen umgekehrt erheischen in erster Linie abgestorbene organische Reste für ihre Existenz*); und die gesamte höhere Pflanzenwelt, über die grünen Thalluspflanzen, die auf dem Lande so beschränkt sind, hinaus schiebt sich zunächst nur als ein vermittelndes Glied ein, um im Absterben die Unterlage zu bilden für die Pilze. Die ganze Bedeutung der grünen Landpflanzen für die unmittelbare Ernährung der Tiere scheint, vielleicht mit ganz vereinzelten Ausnahmen, durchaus eine secundäre zu sein.

Schließlich kann man wieder auch unter diesem Gesichtspunkt einfach die Humusbildung, die als Feuchtigkeitssammler bereits so wichtig wurde, heranziehen. Im Meere ist (mit geringen Ausnahmen in einzelnen Strandpartien, Buchten u. dergl.) der Kreislauf von den einfachsten Pflanzen bis zu den höchsten Tieren ein direkter, insofern, als die einfachsten Pflanzen sogleich in tierische Substanz umgewandelt werden und ein Gleichgewicht des Haushaltes hergestellt ist, so dass alle entstehenden Pflanzen sowohl als alle tierischen Reste unmittelbar wieder aufgebraucht werden; es fehlt jene Aufspeicherung von Detritus, die wir als charakteristisches Merkmal der terrestrischen Bodendecke ansehen. Diese verdankt ihre Existenz der verschwenderischen Schöpfung einer Landflora, die unendlich mehr an vegetabilischer Substanz produciert, als von der Tierwelt je consumiert werden kann. Jede Tierwelt, die zu irgend einer Zeit mit der auf gleichem Terrain wachsenden Pflanzenwelt im Gleichgewicht stände, so dass die täglich neu producierte Summe pflanzlichen Gewebes dem Nahrungsbedürfnis der Tiere gerade entspräche, würde sich in der allerungünstigsten Lage befinden; die Verhältnisse, die das Pflanzenwachstum auf dem Lande regeln, sind viel zu wechselnd und unbeständig, als dass solcher Tierbestand auch nur einigermaßen garantiert werden könnte, entgegengesetzt dem Gleichmaß des Meeres, zum mindesten des tropischen. In der Wüste mag es noch am ehesten vorkommen, dass die Pflanzenwelt voll ausgenutzt wird; der Nomad wandert, sobald die Pflanzendecke, von der seine Herden leben, verbraucht ist, und die Antilopen eilen ebenso

*) Dabei wird von der Möglichkeit, ja Wahrscheinlichkeit, dass Bacillen mit der Fähigkeit, auch anorganisches Material zu assimilieren, den ersten Herd des Lebens auf das Land verlegen, abgesehen. Solche mögen zwar für den ersten, noch dunklen Anfang von Wichtigkeit sein, doch konnte wohl für die Ernährung einer reicheren Fauna erst ihre saprophytische Menge in Betracht kommen.

davon, sobald sie einen grünen Platz, die Folge einmaligen Niederschlages vielleicht, abgeweidet haben, aber sie eilen eben davon und überlassen zum mindesten doch den Pflanzen die Ausnutzung der Bodenfeuchtigkeit durch unterirdisches Vegetieren. Und auch in dem bekannten EHRENBERG'schen Beispiele, wo sich dem Reisenden, der nur flüchtig sehen kann, der Stoffwechsel in allereinfachster Gliederung zwischen Flechte, Schnecke und Spinne darstellte, wo immer das eine die Grundlage für das andere abgab, werden doch die Flechten notwendigerweise in der Überzahl gewesen sein. Kurz ein so unmittelbarer Nahrungsumsatz, wie zwischen einem Grasfresser und dem Grase, ist nicht die anfängliche Norm, sondern erst das Endglied einer sehr langen und allmählich fortgeschrittenen Kette von Anpassungen. Die höhere Pflanzenwelt hat ursprünglich nur eine vermittelnde Rolle gespielt als Substrat für die Pilze.

Dabei ist es allerdings fraglich, wie sich die einzelnen Elemente verhalten. Man legt gewöhnlich und mit Recht das Hauptgewicht auf den Kohlenstoff, auf die Beziehung zwischen dem Kohlendioxyd und den grünen Pflanzen, die es zu reducieren vermögen, im Gegensatz zu den Tieren, welche die Kohle wieder verbrennen. Und es mag nur nebenher erwähnt werden, dass die neueren Berechnungen auf die bekannte Bilanz der Kohlensäure in der Luft, auf dem Kreislauf der Organismen beruhend, wenig Gewicht mehr legen. Die Summe der atmosphärischen Kohlensäure ist so groß, dass sie durch ein etwaiges gewaltiges Anschwellen der Pflanzen- oder Tierwelt, wie man ersteres in der Carbonzeit vielfach erblicken wollte, kaum alteriert, vermindert oder vermehrt werden kann.

Schwieriger ist die Beurteilung des Stickstoffes. Wir wissen nicht, ob er von den grünen Pflanzen direkt nutzbar gemacht werden kann, so wenig als wir über die Beteiligung der Bakterien im Boden aufgeklärt sind, wiewohl einige von diesen als erste Verwerter gelten dürften. Hier mag nur darauf hingewiesen werden, dass die sämtlichen Aufspeicherungen von löslichen Stickstoffverbindungen, Ammoniak und Salpetersäure im Boden, und die Nitratlager in den tropischen und subtropischen Ländern schwerlich mehr ausmachen, als der Anteil dieser Substanzen im Seewasser; alle diese Massen, im Meere gelöst, würden doch wohl nur einen geringen, ganz verschwindenden Bruchteil bedeuten.*)

Eine andere Lücke für genauere Vorstellungen liegt darin, dass wir meines Wissens noch nicht so weit vorgeschritten sind, um die Summe organischer Substanzen, welche die Bakterien in faulenden

*) HENSEN sieht als Quellen der Stickstoffverbindungen im Meere an »1) die Gewitterregen, welche die bei elektrischen Entladungen gebildete Salpetersäure niederführen, 2) den gleichfalls wohl durch den Regen dem Meere zugeführten Ammoniakgehalt der Luft, der aus verschiedenen Quellen stammen mag, 3) Ammoniak aus Fäulnisprodukten, die teils an der Oberfläche des Meeres, teils am Grunde entstehen mögen, namentlich auch durch die Flüsse zugeführt werden können.« Der Schlamm aus der 665 m Tiefe im Skagerrak enthielt 0,24 % Stickstoff (423).



Massen, etwa im Humus ausmachen, zu berechnen. Erst dadurch würde man einen Einblick in die ursprüngliche Ernährung der Landtiere, bezw. in die von Landtieren mit ursprünglichen Charakteren gewinnen können. Immerhin mag diese Summe, in Anbetracht der Kernnatur dieser Bakterien, hoch genug veranschlagt werden, zumal gegenüber dem äußerst geringen Nährwerte, etwa des frischen Holzes, von dem viele Tiere ihr Leben, und nicht etwa allzu kümmerlich, fristen.

Doch nun zum Einzelnen!*) Der Beweis, dass die ursprünglichen Landtiere vorzugsweise von faulenden Vegetabilien leben, ist unschwer zu erbringen. Man mag die obigen Zusammenstellungen, die wir als die einfacheren Stufen des Landlebens betrachteten, prüfen. Darauf will ich nicht wieder eingehen.

Nur die Gruppen der Tiere mögen ein wenig verfolgt werden!

Die Oligochäten leben fast ausnahmslos von pflanzlichen Resten, manche sind stercoricol, manche coprophag geworden in Anknüpfung an die Humicolen. Die Ernährung der freilebenden Nematoden bewegt sich wahrscheinlich in ähnlichen Grenzen. Von den Landplanarien wird ähnliches gelten, wiewohl diese späteren Auswanderer bereits andere Bedingungen vorfanden. Keine dürfte herbivor sein, wenn auch hier Überraschungen nicht ausgeschlossen sind. Einzelne leben von Regenwürmern, unser *Rhynchodesmus terrestris* wurde bereits an Pilzen gefunden (370), wobei man im allgemeinen an Basidiomyceten zu denken hat.

Die Asseln fressen Moder zum großen Teil; auch höhere Pilze gehen sie an. Weiter können sie zarten Keimpflanzen schädlich werden oder ebenso gut denjenigen Pflanzenteilen, welche die concentrierteste Nahrung enthalten, den Keimblättern nämlich, sobald sie in der Erde erweicht sind; diese scheinen überhaupt die Zwischenstufe ausgemacht zu haben zur Krautnahrung; so mögen sie zunächst den keimenden Bohnen noch in der Erde gefährlich werden und nachher den saftigen Stengeln der treibenden Pflanzen. Wo sie überhandnehmen, werden sie wohl schließlich, aus Not, keinen großen Unterschied mehr machen.

Die Spinnen, mit vorwiegenden Raubtiergewohnheiten, scheinen schwieriger zu beurteilen. Die Milben, die fast omnivor sein mögen und namentlich zahlreiche Schmarotzer erzeugt haben, bevorzugen doch wohl in ihren freilebenden Formen die zahlreichen Moderüberzüge auf Früchten, Käse u. dgl. Doch stehen sie als vermutlich degenerierte Formen nicht in erster Linie. Die alten Skorpione lebten wohl von Insekten und Spinnen, sagen wir von Spinnen. Wovon diese? Hier kommt eine andere Beobachtung recht gelegen, welche die Spinnen mit dem ursprünglichsten Nervensystem betrifft, die Opilioniden (309).

*) Hier kann man daran erinnern, dass Pilze auch niedrigen Wassertieren eine reiche und ausschließliche Nahrungsquelle sein können. An den Rhizomorphen der Bergwerke traf Schneider Massen von Rhizopoden, Heliozoen, Flagellaten und Ciliaten (402).



Entgegen der landläufigen Ansicht, wonach sie Nachts auf Raub ausgehen, um Schmetterlinge und andere größere Tiere zu überfallen, bestätigt HENKING MENGE's Angabe, dass die Phalangiden, deren gewöhnliche Arten durchaus harmlosen Gemütes sind, tote Insekten oder Vegetabilien fressen; »die Scheren an den Cheliceren scheinen dabei aus der Nahrung die ernährende Flüssigkeit auszupressen und sind überhaupt bei ihrer Schwäche und dem Fehlen einer Giftdrüse weniger zum Töten als zum Ergreifen und Fortschleppen bestimmt.« Ob das nun gerade tote Insekten sein müssen, die weniger umherliegen und schneller vertrocknen, als Würmer etwa, mag dahingestellt bleiben. Jedenfalls ist es leichter, sich von der anfänglichen Ernährung etwa durch Ausquetschen von saftigen Algen oder Pilzen oder Moder eine Vorstellung zu machen, als wenn man sich an die ausschließliche Kerbtierjagd der echten Spinnen hält. Auch ist es wohl zu beachten, dass unter diesen die altertümlichsten, die Avicularien, sehr vielseitig in ihrer Beute sind, und nicht bloß Insekten annehmen, sondern auch Frösche, Echsen, Vögel (Würmer?).

Die Myriopoden sind leicht zu verstehen in Bezug auf die vorliegende Frage. Entweder sind sie Räuber, wie die Scolopender, und stellen als solche den Regenwürmern nach, jedenfalls eine uralte Beziehung, oder sie ernähren sich, den Asseln ähnlich, von Moder, wie die meisten Juliden. Von hier aus ist es wieder nur ein Schritt zu besonders saftigen und nahrungsreichen Pflanzenteilen, Cotyledonen, fleischigen Wurzeln, Früchten (Radieschen, Moorrüben, Erdbeeren); aber sie meiden noch die Blätter (ob durchweg?). Nach O. VOM RATH (l. c.) ist *Polydesmus* besonders unter Steinen, modernden Blättern, faulendem Holz und in hohlen Bäumen, zumal Weidenbäumen zu finden. »Die echten Juliden verzehren wie die Polydesmiden mit Vorliebe Blätter, Holz und andere faulende Vegetabilien; die Blanjuliden genießen besonders gern Kartoffeln, Rüben und Obst, zumal Erdbeeren. *Blanjulus guttulatus* richtet in manchen Jahren durch massenhaftes Auftreten in Obst- und Gemüsegärten großen Schaden an. *Julus sabulosus* scheint sehr die Pilze zu lieben, ich fand ihn häufig unter faulenden Champignons, einmal mehr als 40 Exemplare unter einem einzigen Pilz.« »Modernde Blätter und Moos sind die Lieblingskost der Glomeriden.«

Die Insekten sind ihrem ganzen Charakter nach auch in Bezug auf die Nahrung unendlich vielseitig; aber doch ist es nicht schwer, nachzuweisen, dass die ursprünglichen, und zwar zumeist in jeder Ordnung, Moder fraßen und fressen oder jene Stoffe, die sich in culinarischer Hinsicht daran anschließen, zu zeigen, dass die Beziehungen zur Pflanzenwelt, die dem Laien zunächst so sehr in die Augen springen, erst nachträglich erworben wurden. Ja man könnte sehr wohl versucht sein, fragliche Punkte des Systems auf Grund der Ernährung aufhellen zu wollen und den Stammbaum auf dieselbe zu gründen, natürlich im allgemeinen morphologischen Rahmen. LUBBOCK ist es wohl hauptsächlich gewesen, der die Veränderung der Ernährung und die damit verbundene Umwandlung der Mundwerkzeuge für die Erklärung der verschiedenen

Grade der Metamorphose herangezogen hat. Namentlich wird die merkwürdig ruhende Puppe, welche unmöglich einem früher selbständigen Stadium entsprechen kann und daher in das biogenetische Grundgesetz sich nicht schicken will, von diesem Gesichtspunkte aus verständlich. Sie ist um so nötiger, je mehr sich die Larve und die Imago von der ursprünglichen Ernährungsweise in divergierender Richtung an neues Futter adaptiert haben. Alle übrigen Organe kommen erst in zweiter Reihe in Betracht. Sehr bemerkenswert ist aber die Ernährung vieler Insektenimagines von Blütensäften, d. h. im wesentlichen von Nektar, also Kohlehydraten. Die Geschlechtsorgane sind mit der letzten Häutung ausgebildet, Wachstum findet nicht mehr statt. Es wird vielmehr wesentlich eine Kraft-, resp. Wärmequelle für die Bewegung erfordert, und die können sehr agile Insekten nicht besser finden, als im Zucker der Blütensäfte.

Die Apterygoten oder Urinsekten leben noch jetzt vorzugsweise von Moderstoffen, die sie entweder, wie *Achorutes*, mit kurzem Saugrüssel ausbeuten, oder, wie die meisten, mit kauenden Mundwerkzeugen zerkleinern. Freilich können Poduren unseren Gemüsepflanzen recht schädlich werden, indem sie die zarteren chlorophyllhaltigen Gewebe angehen und dabei durch ihre Menge verderblich werden. *Sminthurus* trifft man mit Vorliebe an Hutpilzen. Die Borstenschwänze leben im Freien unter Steinen und faulem Holze, oder wie *Lepisma saccharina*, in unseren Wohnungen, die letztere allerlei Abfälle und Nahrungsmittel benagend, am wenigsten wohl frische. Im allgemeinen herrscht der Modergenuss, oder so zu sagen die Bacteriophagie, vor, und wenn manche omnivor sind, so scheinen sich doch weder echte Herbi- noch Carnivoren darunter zu befinden.

Unter den Orthopteren im weiteren Sinne sind die Abänderungen in der Ernährung sehr mannigfaltig, immer aber so, dass während des gesamten Lebens dasselbe Futter genommen wird.

Die Mallophagen, die manche hierher stellen, andere mit den Pediculiden den Rhynchoten unterordnen, mögen vielleicht unmittelbar aus uralter Wurzel entsprossen sein, jedenfalls aber erst spät, da sie auf Epidermisabfälle und das Blut der Vögel und Säuger angewiesen sind. Es ist wohl anzunehmen, dass sie vom Moder, von Abfällen aus zu der Rolle von Ectoparasiten übergegangen sind.

Die Physopoden haben sich durchweg der Pflanzennahrung angepasst, mit Vorliebe aber greifen sie die zarten Blüten an, und von da aus die Blätter. Doch kommt *Thrips* auch an Farnen vor, der Hirschzunge z. B.

Wenn die Psociden Blätter benagen, so begegnet man bereits in der Literatur der Vermutung, dass es die Pilze darauf seien, welche sie anlocken (35). Die gleichfalls nagenden Termiten sind Holzverderber, die von moderndem Holz ihren Ausgangspunkt genommen haben mögen.

Die Schaben schließen sich in ihrer Ernährung am nächsten den Thysanuren an.

Von Forficuliden wird neuerdings behauptet, dass sie lediglich Fleischfresser seien. Der weibliche Ohrwurm gräbt ein Lager für die Jungen, die er behütet. Er nährt sie und sich besonders mit Räupchen, Larven, Fliegen u. dergl. Die Behauptung der Unschädlichkeit ist indes leicht zu widerlegen, sie sind den Pflanzen entschieden nachteilig, aber nur oder vorzugsweise dadurch, dass sie die zarten Blütenblätter fressen und, wie mir aus eigner Erfahrung hervorzugehen scheint, lediglich von Dicotylen.

Die Grabheuschrecken und die Mantiden nähren sich vorwiegend von tierischen Stoffen, erst bei den Locustiden kommt neben der carnivoren auch herbivore Lebensweise vor, die Phasmiden sollen nächtliche Krautfresser sein, die Acridier endlich sind echte Phytophagen geworden. Bei diesen großen Formen mit dem kräftigen Raubtiergebiss mag man allerdings daran denken, dass unmittelbarer Nahrungsmangel sie zum Nahrungswechsel getrieben hat.

So entsteht bei den Orthopteren eine Reihe, die erst zuletzt in herbivoren ausmündet. In allen Fällen sind die Tiere während der ganzen Entwickelung der gleichen Lebensweise angepasst, ein Beweis, wie für die Verwandlung auch die Ernährungsfrage mitbedingend ist.

Die Pseudoneuropteren oder Orthoptera amphibiotica mit dem Wechsel des Mediums während der Entwickelung sind doch in Bezug auf die Ernährung sehr constant. In der Jugend campodeaähnlich, sind sie Raubtiere geworden; die Libellen allein zwar sind auch als Imagines energische Räuber, und ihr gewaltiges Flugvermögen bedingt die Differenz ihrer Mundwerkzeuge von denen der Larven, deren Unterkieferfangapparat den Mangel an ausgiebiger Bewegung ersetzt. Die Ephemeriden nehmen im geschlechtsreifen Zustande gar keine Nahrung, zu sich; und nur die Imagines der Perliden oder After-Frühlingsfliegen scheinen von Blütensäften zu leben, der einzige Anklang an phytophage Lebensweise, während doch umgekehrt die Larven den Ephemerenlarven hauptsächlich auflauern, wahrscheinlich eine sehr alte Beziehung.

Unter den Rhynchoten, die man wohl der zu Stechwerkzeugen umgebildeten Kiefer wegen als jüngere Insektengruppe aufgefasst hat, — vielleicht aus nicht durchweg zwingenden Gründen —, sind allerdings die Homopteren, Cicaden, Blatt- und Schildläuse rein auf pflanzliche Nahrung angewiesen, und dass sie nicht gar zu alt sind, dafür zeugt wohl der Umstand, dass sie fast durchweg die Kryptogamen meiden. Selbst Aphiden, die so innig mit den Pflanzen verquickt sind, kommen nur selten auf Farnkräutern vor. Sie mögen allerdings wohl für die ältesten gelten, nicht wegen der merkwürdigen, wohl nur sehr allmählich erworbenen ungeschlechtlichen Fortpflanzung, sondern auch weil sie die einzigen zu sein scheinen, die in vielen Arten auch die Coniferen befallen, während diese keine Zirpe zu ernähren scheinen; auch die vielfach früher erwähnten Schutzmittel gegen Trocknis, die zumal die Jungen erworben haben, scheinen auf höheres Alter hinzudeuten. Die Hemipteren oder Wanzen, von Pflanzen und Tiersäften

lebend, kann man in Bezug auf die Ernährung am leichtesten an die Collembola anreihen. Manche leben unter und an Nadelhölzern, z. B. *Camaronotus cinnamoptirus*, andere, wie *Aradus corticalis*, geradezu noch in Baumpilzen. Wie bei den Orthopteren, hat bei den Rhynchoten die Veränderung der Lebensweise die gesamte Entwickelung gleichförmig beeinflusst.

Die vielgestaltigen Dipteren mit den großen Unterschieden zwischen den Larven und Imagines und den so wechselnden Puppen, bei denen bald der durch eine Ringfalte der Made vorgebildete Deckel durch Kopfblasen gesprengt wird, wie die echten Fliegen, bald die Puppenhülle am Rücken platzt, wie bei Mücken u. v. a., werden meist als sehr weit von der Urform entfernte Kerfe aufgefasst; in der That spricht die eigentümliche Metamorphose, die häufige Madenform der Larve u. dergl. für solche Auffassung; und doch weist die Biologie der Ernährung ihnen ein relativ hohes Alter an. Wiewohl viele Pflanzenschädlinge darunter sind, so sind diese doch zum allergeringsten Teile wirkliche Krautfresser, vielmehr leben sie in Gallen oder gehen meist saftige Teile, verdickte Wurzeln und dergl. an, und auch solche pflegen nicht auf diese Nahrung beschränkt zu sein, bei weitem die meisten aber leben entweder räuberisch im Wasser, oder auf dem Lande in und von putriden Stoffen, viele von Pilzen geradezu; der Weg von da bis zum Parasitismus (Tachiniden u. a.) ist nicht weit. Die Imagines pflegen ebenso Räuber zu sein oder Liebhaber von Fäulnisstoffen oder, wie auch manche Larven, von Blütensäften, oft genug von Aaspflanzen; kaum eine saugt wohl an grünen Pflanzenteilen. Beispiele sind früher genug angeführt. Die Stechmücken sind besonders beredt, deren Weibchen Blut saugen, während die Männchen von Blüten- und Baumsäften leben.

Die Aphaniptera oder Flöhe haben eine ähnliche Differenz zwischen den Jungen und den saugenden Alten. Die ersteren leben, wiewohl mit beißenden Mundteilen ausgestattet, doch vorzugsweise von Moderstoffen.

Die echten Neuroptera machen vielleicht mehr Schwierigkeiten als irgend eine andere Kerbtiergruppe. Nicht als ob die Abweichungen von der Grundform so besonders große wären, da die Larven mit Ausnahme der raupenähnlichen von *Sialis* campodeaartig sind, sondern im Gegenteil, man muss sich über die vollkommene Verwandlung verwundern, trotzdem dass die Tiere während der gesammten Entwickelung eine gleich räuberische Lebensweise führen. Allerdings ist in den meisten Fällen die Umbildung der Mundwerkzeuge eine weitgehende, indem die Larven die eigentliche Mundöffnung verschlossen, Ober- und Unterkiefer aber zu Saugzangen verwachsen haben, und in den meisten Fällen sind die Larven an ganz bestimmte Umstände und Beutetiere adaptirt, *Mantispa* an Spinneneier, indem sie sich in die Eiersäckchen einfressen, *Chrysopa* an Blattläuse, *Sialis* an Süßwasserschwämme, selbst *Myrmeleo* erscheint in dieser Hinsicht noch vielseitig und frei.

Die Hymenopteren haben trotz der gleichmäßigen Flügelbildung

und den beißenden Mundwerkzeugen mit der leckenden Unterlippe eine so große biologische Amplitude, dass sie sich nur schwer unter einem Gesichtspunkte vereinigen lassen. Die Unterscheidung der Imagines je nach dem Giftstachel oder Legebohrer der Weibchen giebt zwar einigen Anhalt; die letzteren, Holz-, Blattwespen und Entomophagen, Gall- und Schlupfwespen, scheinen im entwickelten Zustande wenig Nahrung zu sich zu nehmen und lediglich für die Unterbringung der Eier zu sorgen; dagegen ist der Giftstachel der anderen an und für sich ein Werkzeug, das nur bei einigermaßen verlängerter Lebensdauer zur Geltung kommt, mögen die Sand- und Grabwespen ihr Gift zur Lähmung herbeizuschaffender Insekten für die Brut gebrauchen oder schließlich die Arbeiter der Staaten bildenden Bienen, Wespen und Ameisen es zur Verteidigung des Stockes benutzen. Zumeist sind die Imagines auf Fleischnahrung angewiesen oder, in relativ wenigen Fällen, auf Pollen und Nektar, und das zwar bei den Aculeaten und namentlich den socialen und nächstverwandten, bei denen wir Umbildungen an den Beinen finden zum Eintragen des Blütenstaubes, Körbchen und Bürsten. Beziehungen zu Blättern sind äußerst selten, und zwar werden sie nicht als Nahrung genommen, sondern als Baumaterial für die Brutzellen benutzt, wie bei unserer *Megachile* und anderen Tapezierbienen, höchstens die südamerikanischen Sonnenschirmameisen tragen die Blattstücke als Heu zur Nahrung ein, wodurch sie bekanntlich den Anbau zahlreicher Pflanzen, besonders Holzgewächse vereiteln. Nehmen wir dazu die früher erwähnte Thatsache, dass Lubbock aquatile Hymenopteren kennen lehrte, so ist der biologische Reichtum der Imagines vielleicht einigermaßen angedeutet. Die Larven sind ähnlich vielseitig, bald fußlose Maden, wie bei Bienen, Tier- und Pflanzenschmarotzern u. s. w., bald außer den drei Paaren typischer Brustbeine noch mit oft zahlreichen Afterfüßen ausgestattet wie bei den Blattwespen, in höherer Anzahl als bei irgend einem anderen Kerf, gelegentlich mit völlig abweichenden, cyclopsartigen Anfangsstadien des Larvenlebens, wie bei *Platygaster*. Die einfachsten Larven, zum mindesten mit gegliederten Thoracalbeinen, sind sicherlich die der Tenthrediniden, zumal man auch die Afterfüße oder Nachschieber neuerdings als palingenetische Organe aufzufassen geneigt sein wird. Sie allein leben von Blättern, und zwar von denen der Coniferen so gut als der Dicotyledonen; nur die Monocotylen scheinen ziemlich ausgeschlossen; einige nähren sich von Farnen. Die nächstverwandten Uroceriden lieben vorzugsweise wohl das Innere des Coniferenholzes, kommen aber auch in Monocotylen vor, wie *Cephus pygmaeus* in den Weizenhalmen, die er zerstört. Bei den Cynipiden kann man als Ausgangspunkt ebenso die reinen Gallwespen betrachten, als die Inquilinen, es bleibt unsicher, ob das Schmarotzen in Tieren oder das in Pflanzen das ursprüngliche war, finden sich doch selbst unter den Ichneumoniden phytophage Formen, deren Liste von Schlechtendal zusammengestellt und durch Züchtung bestätigt und erweitert hat (360). Solche Schlupfwespen (*Isosoma* u. a.) leben durchweg im Innern der Pflanzen, Getreide,

Crataegussamen etc. Schon das Schmarotzertum so vieler Hymenopteren (*Entomophaga*) ist höchst auffällig, weil es sich einseitig auf die Insektenwelt beschränkt und niemals von Aas ausgeht, trotzdem dass Insekten den Eiern als Nahrung beigegeben werden. Endlich kommt die höchst wunderbare Ernährung der Larven bei den socialen hinzu, wo die Arbeiter, wie wir es von den Bienen kennen, den Larven das Futter in ihrem Chylusmagen vorverdauen und nach genau abgestuftem Werte an die verschiedenen Geschlechter und Kasten verteilen. Die Untersuchungen von PLANTA-REICHENAU ergeben darüber folgendes (313):

Die Königin braucht vom Ei bis zum Ausschlüpfen 16 Tage, eine Arbeitsbiene 20, eine Drohne 24.

Das Futter der	Königinlarve	enthält	30,60 %	Trockensubstanz
» » »	Arbeiter	»	28,37 »	»
» » »	Drohnen	»	27,25 »	»

Viel wichtiger aber als diese geringen Unterschiede sind die der Trockensubstanzen selbst; das Königinfutter erscheint dann noch viel wertvoller; bei Männchen und Arbeiterinnen findet eine Art Futterwechsel statt etwa mit dem vierten Tage, von dem an namentlich die Drohnen weniger sorgfältig gepflegt werden. Die Bestimmung des Eiweiß-, Fett- und Zuckergehaltes ergab folgendes Resultat:

	Königin	Drohnen unter:		
	Mittel	4 Tage.	über	Mittel
Eiweiß	45,14 %	55,91 %	31,67 %	43,79 %
Fett	13,55 »	11,90 »	4,74 »	8,32 »
Glycose (Zucker) .	20,39 »	9,57 »	38,49 »	24,03 »

	Arbeiter unter:		
	4 Tage.	über	Mittel
Eiweiß	53,38 %	27,87 %	40,62 %
Fett	8,38 »	3,69 »	6,03 »
Glycose (Zucker)	18,08 »	44,93 »	31,51 »

»Der Drohnenfutterbrei der zweiten Altersstufe enthält viel, durch die Arbeiterinnen nicht verdauten Pollen, derjenige der Königin und der Arbeiterinnen keinen. Drohnen-, wie Arbeiterfutterbrei der zweiten Altersstufe erhalten starke Honigzusätze, derjenige der Königin nicht.« Hieraus folgt, dass sich junge Arbeiter (unter vier Tagen) leicht zu guten Königinnen erziehen lassen, ältere weniger sicher.

Dieses Maximum von Nahrungsverwertung, das zugleich völligen Mangel eines Mitteldarmlumens erzeugt hat, bedingt jenes innigste Wechselverhältnis zu den Blumen; und es ist höchst sonderbar, inwieweit die Physiognomie der Flora durch die Hautflügler beeinflusst ist. Uroceriden und Tenthrediniden schädigen die vegetativen Teile äußerlich und innerlich, Cynipiden bewirken schwellende Gallen, wie denn von der nahestehenden *Blastophaga psenes* oder Feigengallwespe der Gebrauch zur Caprification der Früchte, zur besseren Zufuhr von

Bildungsstoffen, bekannt genug ist. Alle diese Phytophagen haben indes schwerlich das Gepräge der Pflanzen verändert, während umgekehrt die Apiden und Formiciden, die socialen Aculeaten, den allerhöchsten Einfluss auf die Fortpflanzungswerkzeuge geübt haben, die einen, indem sie die Blüten für ihre bestimmten Körpermerkmale züchteten, Flugbretter, Honigmale u. dergl. schufen, die andern, indem sie sich gegen die unerwünschten, weil nicht fliegenden Blütenbesucher wehrten durch Unzugänglichkeit der Blütenform, allerlei Hindernisse in derselben oder an den Stielen, Barricaden von Trichomen, Klebdrüsen u. dergl. Andererseits wurden wiederum dieselben Ameisen zum Besuch der Pflanze eingeladen zu Polizeidiensten gegen das Ungeziefer durch extranuptiale Nektarien und möglicherweise durch besonders angelegte Hohlräume, die als Wohnungen sich gastlich darboten, bei den sogen. Ameisenpflanzen der Tropen.

Ein Urteil darüber, welche von diesen mannigfachen Beziehungen die ursprüngliche sei, ist natürlich nicht leicht. Wem die Afterraupen der Blattwespen als ancestral erscheinen sollten, dem muss erwiedert werden, das zwar die Afterfüße gewissermaßen nur wiederhervorgeholte Annelidenparapodien sind, dass aber diese Regulierung einer Rückschlagsform einen vielleicht ebenso weiten Weg von der Campodea bedeutet, als der Verlust der Thoracalbeine bei den Maden. Sicher ist wohl, dass die Beziehungen der Bienen zu den Blumen, so tiefgreifend sie sind, doch erst relativ spät erworben wurden; die Vorfahren als Hymenopteren sind viel älter als bunte Blüten. Gehen doch bereits Ameisen, also wohl staatenbildende, bis in die Trias zurück, zugleich als älteste erhaltene Hautflügler überhaupt. Möglicherweise enthalten die Ameisen in ihrer vielseitigen Beschäftigung, die bei uns wenigstens im Nadelwald ihre größte Höhe erreicht, den besten Fingerzeig nach rückwärts. Ein gemeinsamer Zug der Hymenopteren ist, mit den beiden Ausnahmen, die so sehr vereinzelt dastehen, ihr Meiden des Nassen, dagegen das Bedürfnis einer geringen, aber gleichmäßigen Feuchtigkeit aller Larven (mit Ausnahme allein derer der Blattwespen, die sich davon frei gemacht haben), und endlich die Entomophagie, die Beschränkung der Raubtiergelüste auf Kerbtiere (und bei Grabwespen auf Spinnen), worin allein die polytropen Ameisen wieder weiter gehen, die immerhin in ihren massenhaften Inquilinen aus dem Insektenreich, und in ihren Beziehungen zu den Aphiden dieses Verhältnis noch klar ausdrücken.

Und so sind am wahrscheinlichsten die Hautflügler diejenige Insektenordnung, welche in alter Zeit am fernsten vom Wasser entstand, vielleicht mit den Coniferen zugleich mehr auf den Höhen, welche anfangs im Mulm lebte, ursprünglich vielleicht von Pilzen, bald von Holz nach der einen, von Tieren nach der anderen Seite. Diese Beutetiere konnten nur solche sein, welche in so alter Zeit das Trockene belebten, d. h. vermutlich Insekten und Spinnen. Von solcher Wurzel aus entstanden Coniferen fressende Tenthrediniden, andererseits Grab-, Sandwespen,

Ameisen, Schlupfwespen u. s. w., staatenbildende Vespiden und schließlich Bienen und Hummeln.

Die Herkunft der nur als Hymenopterenparasiten bekannten Strepsipteren ist noch völlig dunkel.

Die Trichopteren oder Köcherjungfern fressen als Imagines gar nicht, als Larven im Wasser teils Tiere teils und, wie es scheint, hauptsächlich Wasserpflanzen. Betreffs dieser ist es schwer zu sagen, ob sie durch die saftigere und weichere Beschaffenheit dazu verführt haben, ob sie die ursprüngliche oder die angenommene Nahrung sind.

Bei der Ableitung der Lepidopteren von den Pelzflüglern oder ausgestorbenen Verwandten fällt die Umbildung des ersten Unterkieferpaares zur Rollzunge für das Honigsaugen am meisten als Unterscheidungsmerkmal ins Gewicht, wenn sie auch bei einigen Gruppen, z. B. bei Spinnern, reduciert ist. Möglicherweise sollte man die Anknüpfung geradezu in dem Feuchtigkeitsbedürfnis der meisten Raupen von Klein- und sogen. Nachtschmetterlingen suchen, so dass sie immer in einer selbstgesponnenen Röhre leben oder als Solenobien, Psychiden, Coleophoriden die Gehäuse mitherumtragen, ganz nach Art der Köcherfliegen. Vielleicht wird auch nur der gemeinsame Ausgangspunkt dadurch angedeutet, der für die Phryganiden ebensogut auf dem Lande gelegen haben wird; jedenfalls war er wohl im Feuchten. Für die Mikrolepidopteren mit derartigen Schutzmitteln gegen Trocknis spricht aber sehr ihre Ernährung, teils leben sie von Kryptogamen, wie wahrscheinlich die früher genannte Motte im Moos, namentlich von Flechten, wie Solenobien u. a. (*Solenobia lichenella* z. B., die noch dazu, vielleicht auch ein alter Zug, parthenogenetisch sich fortpflanzt, so gut wie die Psychiden), teils von allerlei pflanzlichen und tierischen Stoffen wie so viele Motten, von Honig, Federn, Haaren, Pflanzensamen, im Innern der Blätter etc. Gerade die genannten Solenobien aber sollen hauptsächlich animalische Nahrung zu sich nehmen (415). Derartige animalische Ernährung ist doch wohl ganz anders zu beurteilen als die nachträglich erworbenen Raubtiergelüste von Sphingiden- und Noctuenraupen mit kräftigem Gebiss, Cosmiaarten besonders (314), wiewohl auch die bei der höchsten Landgruppe, d. h. den Rhopaloceren, kaum vorkommt. Unter den Miniermotten finden wir die kleine Nepticularaupe mit der höchsten Beinzahl (18), also trotz Rückschlag am annelidenhaftesten. Flechtengenuss findet sich aber noch bei mehreren, besonders bei den Lithosien (*L. depressa* an Nadelholzflechten). Psychiden und Lithosien haben aber in ihrer Gruppe ein ursprüngliches Gepräge durch die Flügel- und Körperstruktur, vielleicht die Kleinheit, und die Psychiden durch die madenartigen Weibchen. Auch die bohrenden Cossiden, Hepialiden, Sesiiden haben, vielleicht mit Ausnahme der so merkwürdig umgebildeten Glasflügler, gewisse Züge von Einfachheit, zum mindesten stehen sie, auch die Imagines, von den nächstverwandten so weit abseits, dass der Aufenthalt der Raupen in Holz nicht durch eine nachträgliche Anpassung von außerhalb, von den Blättern aus, sondern aus

besonderer Wurzel von Anfang an hervorgegangen zu sein scheint, d. h. wohl vom Pilzmoder aus.

Ein anderer charakteristischer Zug geht durch die nutritiven Verhältnisse der phyllophagen Großschmetterlinge. Viele von ihnen leben an Nadelhölzern. Ist auch das atavistisch? Wie es scheint, ganz bestimmt. Einerseits deutet die *Lithosia depressa* an »Nadelholzflechten« vielleicht den Übergang an, andererseits kennen wir wohl Spanner (*Metrocampa fasciaria*, *Fidonia piniaria* e. g.), Spinner (*Gastropacha pini*, *Cnethocampa pinivora*, *pityocampa*), Eulen (*Panolis piniperda*), Schwärmer (*Sphinx pinastri*) als Coniferenverwüster, aber kein Rhopaloceron lebt, so viel ich weiß, von Nadeln; die Tagfalter sind aber doch wohl die modernsten unter den Schmetterlingen. Unter ihnen wiederum, die hauptsächlich an die Dicotylen angepasst sind, haben die Satyriden, die an Gräsern leben, den nüchternsten, primitivsten Anstrich, ebenso wie auch Hesperien noch an Gräsern vorkommen (*H. lineola*) (314). Wenn somit die Schmetterlinge, die mit den Bienen am meisten auf die heutige Blumenwelt eingewirkt haben (man denke an *Macroglossa stellatarum* als Züchter besonders tiefkelchiger Gentianen auf den Alpen, *Sphinx convolvuli* u. s. w.), mit der modernsten buntblütigen Flora aufs innigste verwebt erscheinen, so lassen sich nichts desto weniger gerade in der Ernährung noch die Spuren nachweisen, wie solches Verhältnis erworben wurde. Möglich, dass manches sich durch bessere Kenntnisse gründlicher Entomologen anders darstellt, die Grundzüge werden wohl dieselben bleiben. Interessant ist es dabei, zu sehen, wie launig anscheinend die Natur verfährt, um die Erweiterung oder Abänderung zur Züchtung neuer Arten zu benutzen. Dass man durch Nahrungswechsel die Färbung abändern kann, ist besonders von Arctiiden bekannt genug. Wie aber wird der Nahrungswechsel herbeigeführt? Hier ist wohl der Kampf ums Dasein der wichtigste Faktor in Zeiten von Übervölkerung und Hungersnot. Wer sich gewöhnt, mit neuen Mitteln auszukommen, hat einen Vorsprung vor den conservativen, die am Alten hängen. Wir wissen wohl noch wenig genug von diesen Dingen. Ein Beispiel erzählt E. Taschenberg: »Auf der Insel Rügen haust der Buchenspinner (*Dasychira pudibunda*) seit 200 Jahren . . . Der stärkste Fraß des Rotschwanzes kam während des Sommers 1868 zu Stande, in welchem sämtliche Buchen der Stubbenitz auf einer Fläche von nahezu 2000 Hekt. schon zu Ende August vollständig entlaubt waren. Nach der Buche kamen Ahorn, Eiche, Hasel und sämtliches kleine Gesträuch. zuletzt Aspe, Erle, Lärche, Birke an die Reihe, selbst die Ränder der Fichtennadeln wurden befressen, dagegen Eschen gänzlich verschont, während bei einem frühern Fraße die Eschen vor den Erlen und Birken in Angriff genommen wurden.« Dass in vielen Fällen gewisse chemische Ingredientien ins Spiel kommen mögen, welche, mehr als das Chlorophyll schlechthin, die Anziehung ausüben, ergiebt sich aus mancherlei Beispielen, der Totenkopf nimmt außer Solanum Jasmin an, Weinschwärmer Epilobien, *Haltica* ähnlich (s. u.).



Bei den Coleopteren, die so alt als vielseitig sind, die schon im Carbon vorkommen sollen (Curculioniden), sicher aber im Lias schon in die charakteristischen Gruppen der Gegenwart differenziert und uns in Wasser- und Bodenformen, also der Einbettung in Schlamm und folgenden Versteinerung besonders ausgesetzten Typen erhalten sind (Byrrhiden, Nitiduliden, Hydrophiliden, Dytisciden, Gyriniden, Carabiden, s. o.), lässt sich in allen Unterordnungen die ursprüngliche Pilz-Moder-Ernährung gut verfolgen. Unter den Pentamera haben vielleicht die Staphylinen die campodeaartigsten Larven (s. o.). Diese Staphylinen können beinahe als typisch gelten für die Differenzierung der Nutrition. »Sie leben hauptsächlich von verwesenden Pflanzen- und Tierstoffen, und werden daher sehr häufig in Pilzen, unter Baumrinden und dürrem Laube, einige aber auch auf Blumen angetroffen. Andere leben an Ufern von Gewässern, wieder andere in Excrementen, oder in Ameisennestern. Vermutlich verschmähen manche auch eine tierische Kost nicht« (v. Hayek).



Fig. 241. *Dasychira pudibunda.*

Meiner Meinung nach ist Moder mit Pilzen das Primäre.*) Die Carabiden sind feuchtigkeitsbedürftige Raubtiere geworden, z. T. mit besonderer Vorliebe (*Procrustes*larven bevorzugen Schnecken), in höherem Maße noch die Dyticiden, aber es giebt ja auch phytophage Laufkäfer. Bei uns frisst die Larve des Getreidelaufkäfers, *Zabrus gibbus*, die Blätter, die Imago die Körner. Die Gyriniden und Hydrophiliden haben eine besondere Differenzierung eingeschlagen, die nach Larve und Imago auseinanderstrebt. Die Larven sind räuberisch, die Imagines phytophag, wobei wieder die zarte Beschaffenheit der Wasserpflanzen ins Spiel kommen mag; der Ausgangspunkt mag im Moder zu suchen sein, die kleinen Hydrophiliden, *Cryptopleurum* und *Cercyon*, leben im Dünger.

*) Ritzema Bos hat einen interessanten Fall von Staphyliniden constatiert. *Coprophilus striatulus*, auf toten Tieren und Dünger überall gemein, schädigte 1884 die Maiskörner eines Ackerstückes, das mit verwesenden unbrauchbaren Grünfutterresten gedüngt war. Mit ihnen waren reichliche Käfer auf das Feld gekommen und hatten sich der neuen Nahrung anbequemt (345).

Die Scaphodiinen in Pilzen und Knochen, die Silphiden in Aas sind räuberisch,*) die Nitidularier zunächst in vermodernden pflanzlichen und faulenden tierischen Substanzen, in Pilzen und unter Baumrinden, von da in lebenden Pflanzen und Blüten, die kleinen Phalacriden als Larven in Blüten (die kleinen weichen am leichtesten ab!), die Cucujiden in morschem Holze und unter Baumrinden, d. h. dort, wo im weichen Cambium die Pilze zuerst Wurzel fassen. Die Cryptophagiden ebenso unter Rinden, in Pilzen, in Ameisenhaufen und auf Blumen, die Colydier zwar räuberisch, aber in Schwämmen und unter Rinden auf andere Insekten jagend, ein unmittelbarer Übergang. Die Dermestinen wie die Motten vom Moder aus alles Tote angehend, *Anthrenus museorum* z. B., aber *A. scrofulariae* auf Blüten, eine spätere Abweichung. Die minimalen Trichopterygier in Moder, die Larven von Poduriden lebend, ein alter Zusammenhang. Die ameisenholden Pselaphiden und Paussiden sind zwar in ihrer Lebensweise noch wenig bekannt, aber eben die Myrmecophilie deutet auf gleiche Biologie, die ersteren »dürften von Milben leben«. Die Byrrhiden fressen Moos, vielleicht die ältesten Phyllophagen. Die Histeriden Moderfresser mit räuberischen Larven, spätere Formen in Excrementen der Huftiere. Und nun die Lamellicornier. Woher haben sie ihren Ausgang genommen? Die Larven zeigen es am besten, die der Hirschkäfer in moderndem Holze, andere Engerlinge an Wurzeln, die Coprophagen an Dung, der dem Moder so nahe verwandt; nur die Imagines der Phyllophagen sind endlich den Angiospermen verderblich geworden, eine spätere Anpassung, die noch Rückschläge ermöglicht. Vor den Laubblättern kamen die Blüten daran, und in der That sind die blütenholden Cetonien in Afrika wieder zu den Excrementen der Huftiere, an denen dieser Continent letzthin so reich geworden ist, übergegangen, ein naheliegender Umschlag. Die tropischen Enicmiden in morschem Holz, unser *Enicmus minutus* an Schimmel gemein, die nächstverwandten Buprestiden in frischem Holz, eine Larve, die von *Trachys*, ein Blattminierer. Die Elateriden sind wiederum mehr zu Angiospermen übergegangen, aber doch mehr an die Wurzeln.

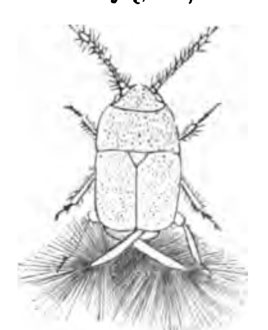


Fig. 242. *Trichopteryx similis.* (Aus Hayek.)

---

*) Unsere Silphaarten fressen Aas, außer *S. quadripunctata*, die Raupen jagt; bei starker Vermehrung legen sie die Eier in den Boden ab, und die Larven werden dann wohl zu Pflanzenschädlingen, *S. atrata, opaca, reticulata*, an Getreide, Runkel- und Zuckerrüben. Am auffälligsten aber war der Fall, den Ritzema Bos beschreibt. Ein Polder bei Wageningen in den Niederlanden erhielt bisher durch die Flut oft viele Tiere zugeführt, an deren Leichen die Silphen dann zehrten. Bei einer Überschwemmung 1876 retteten sich die Käfer auf höher gelegene Teile, um dann um so reichlichere Nahrung zu finden. Dann wurde der Polder mittelst Dampfmühlen trocken gelegt. Die massenhaften Käfer aber verwüsteten 1877 die nun angebauten Rapsfelder (315).

Die Xylophagen bohrend in Schwämmen und »zoologischen Präparaten«, in toten und lebenden Bäumen, *Ptilinus pectinicornis* in alten Weiden bohrend; interessant ist *Anobium tesselatum* als einziges Insekt, das die Eibe angeht (s. S. 22). Die Cleriden teils in Baumstrünken, teils unter Rinden, teils auf Blumen, die Larven ähnlich, von den Blumen der Übergang in den Bienenstock (*Trichodes apiarius*). Die Malacodermen sind wohl am weitesten auseinandergegangen; die Larven der meist tropischen Lyciden in faulem Holze, dort vermutlich carnivor, die der Lampyriden und Driliden helicivor, die der Malachier, wie die Imagines, räuberisch, doch die von *Dasytes* im Fruchtknoten der Himbeeren, keine jedoch phyllophag.

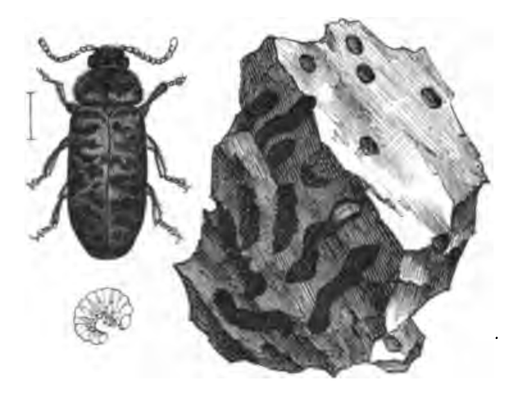


Fig. 243. *Anobium tesselatum.* (Aus Hayek.)

So die Pentamera. Man würde wohl den Stammbaum ungefähr nach der Lebensweise construieren können, die Pilznahrung als Unterlage nehmend.

Bei den drei anderen Unterordnungen ganz ähnlich.

Von den Heteromeren leben die Larven der Pyrochroiden in verwesendem Holz und unter Baumrinden, die Käfer auf Blumen, die Melandryaden in faulem Holz, die Oedemeriden auf Umbelliferen, die Larven im Holz abgestorbener Bäume, die Mordelliden auf altem Holz oder Blumen, die Larven »teils in Baumschwämmen, teils in trocknen Zweigen,« die Salpingiden »teils unter Baumrinden, teils in Blumen, die Lagriarier in Holz, auf Blumen; die Rhipiphoriden auf Blumen, die Larven schmarotzend, aber so, dass vielleicht der Zusammenhang zwischen Wirt und Parasit auf verschiedenem Wege entstand, von Blumen bei *Metoecus* zu Wespen, vom Moderfressen bei *Rhipidus blattarum* zur Schabe. Die Melasomen sind Moder- und Kotfresser, und der Mehlkäfer, *Tenebrio molitor*, ist jedenfalls nicht von der Getreidepflanze in die Magazine gelangt. Die Pflasterkäfer oder Vesicantia mit ihrer merkwürdigen Hypermetamorphose beginnen mit der Campodealarve, die zum Honigschmarotzer wird und sich erst, bei *Meloe*, durch mannigfache Umwandlungen, indem sie namentlich eine zarte, auf dem Honig schwimmende, madenartige Larvenform annimmt, zu der von Ranunculaceen lebenden, mit enorm weitem Darm ausgestatteten, flugunfähigen Imago umbildet (Fig. 244). Hier geht die Ernährung durch das Blütenprodukt, den Nektar, allmählich zum Blättergenuss über, ein vortreffliches Beispiel, um die Schwierigkeit zu demonstrieren, mit der die Phyllophagie bei Käfern, d. h. uralten Insekten, die lange vor den Angiospermen da waren, erworben wurde.

Unter den Kryptopentamera nähren sich die Erotyliden, bei uns nur durch winzige Formen vertreten, als Larve und Imago von Kryptogamen; Pflanzenfresser sind fast alle, aber nur wenige herbivor oder gar phyllophag. Die Bostrychiden halten sich an Holz und Rinde, zunächst wohl an modernde Cambiumschichten, die Käfer gehen dann auch grüne Teile an, so wird *Hylesinus cunicularius* jungen Fichten schädlich, während die Larve in alten Fichtenstämmen lebt. Die Cerambycidenlarven bevorzugen zum guten Teil gleichfalls altes Holz, besonders dessen Moder (*Tragosoma*, *Prionus* u. v. a.), die Imagines sondern sich geradezu in Holz- und Blumenböcke, die letzteren mit der Hymenopterenmimicry (*Clytus*-arten), manche halten sich auf beiden, unter Vermeidung aller übrigen Orte. Die Curculioniden gleichen ihnen in der Lebensweise, haben sie aber vielfach auf grüne Teile, Früchte etc. erweitert, skeletieren Blätter u. s. f., es giebt kein Pflanzenorgan, das nicht von »gewissen Rüsselkäferlarven zur Nahrung auserkoren würde« (auch von Kryptogamen?), und die Larven von *Brachytarsus* verzehren die Eier im Innern trächtiger Cocciden. Das war aber ein sehr nahe liegender Übergang, denn die Schildläuse kleben der Rinde an, so dass sie der Laie als Bracteen, zur Pflanze gehörig, betrachtet. Die Bruchiden schließen sich den Rüsselkäfern eng an, doch ist schon ein Fortschritt insofern zu verzeichnen, als die Larven besonders die Samen der Dicotylen ausfressen. Die Chrysomeliden endlich sind als Larven und Käfer echte Phyllophagen geworden, *Haltica* z. B. vorwiegend an Cruciferen, aber auch an anderen Pflanzen mit ähnlich scharfen Säften; so mag Tropaeolum als Kapuzinerkresse der eigentlichen Kresse, Lepidium, an die Seite gestellt werden, beide als Nahrung von Erdflöhen.

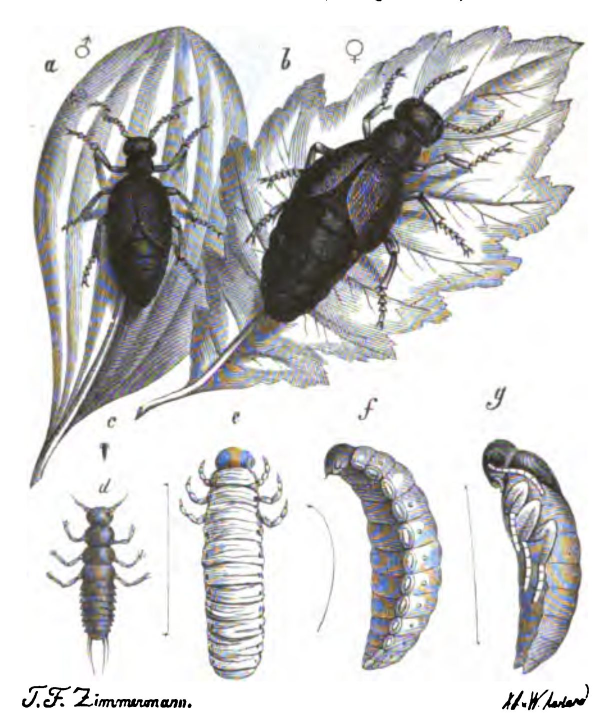


Fig. 244. *Meloe proscarabaeus*. *c* erste Larvenform, *d* dieselbe vergr., *e* zweite Larvenform, *f* Pseudochrysalide, *g* Puppe. (Aus Hayek.)

Endlich die Kryptotetramera beginnen mit den Endomychiden,

den kleinen Käferchen, welche in allen Stadien von Pilzen (»und anderen Kryptogamen«) leben, bei Tage sich unter Baumrinde versteckt halten u. s. w. Ihnen schließen sich die Coccinellen als Blattausfresser an, einige sind schließlich herbivor geworden.

Vielleicht sind die Käfer unter allen Gliedertieren am besten geeignet, die allmähliche Entwickelungsweise der Landtiere zu verdeutlichen. Ihr hohes geologisches Alter verbindet sich mit einem sehr conservativen Zug, der zwar massenhafte Neuanpassungen zulässt, immer aber in dem Rahmen einer gewissen Stabilität nach vorgezeichneten Richtungen und jedenfalls in nur sehr geringer Harmonie mit der Entwickelung der höheren Pflanzenwelt, die erst relativ spät oder doch nur von wenigen Familien schon früher während ihrer Entstehung zur Grundlage der Ernährung genommen wurde, jedenfalls weil die Lebensweise bereits noch früher auf anderer Basis gefestigt war. Im Vorstehenden haben wir nur nötig gehabt, das landläufige, auf morphologischen Principien beruhende Coleopterensystem an einigen Punkten ein ganz klein wenig zu modificieren, um es mit den vorhin erörterten Anschauungen betreffs der allmählichen Umwandlung der Nutrition in Einklang zu bringen, gewiss ein Argument dafür, dass wir in unserer Auffassung den natürlichen Verhältnissen einigermaßen nahe gekommen sind.

Bei den Weichtieren, die noch von den Evertebraten übrig bleiben, finden wir volle Bestätigung, wie ich glaube. Zwar gelten wohl die Landschnecken den Meisten als typische Pflanzenfresser, resp. als Phyllophagen, von den Testacelliden abgesehen; und doch lässt sich leicht zeigen, dass auch bei ihnen die Herbivorie nur sehr allmählich und post festum sich ausbildete. Von den tropischen Formen ist wohl in den meisten Fällen die Ernährung nicht so genau bekannt, dass man ein Urteil begründen könnte. Halten wir uns an die einheimischen! Unter den Neurobranchiern findet sich *Cyclostoma* vorwiegend an und in Baumstämmen, am Fuße von Felsen u. dergl.; man darf wohl vermuten, dass es Pilze und Flechten verzehrt, wenn es auch in Gefangenschaft Möhren und dergl. nicht verschmäht. Für den kleinsten Prosobranchier, die seltene *Acme*, die in alten Buchen und im Waldmulm sich findet, dürfte Mycetophagie die Regel sein. Ein Exemplar von *A. lineata* wurde 1866 von Ray Hardy erbeutet, »it was crawling over, and apparently feeding upon, a mass of dead fungi attached to a rotton log in a damp part of the wood« (316). Neuerdings wird es wahrscheinlich, dass die Gattung Nacktschneckeneier verzehrt.

Unsere Auriculaceen findet man nie auf grünen Pflanzenteilen, *Carychium minimum* lebt auf durchfeuchteten alten Blättern u. dergl., *Zospeum* in den Krainer Höhlen findet nur Pilze.

Unter den Stylommatophoren sind die dünnschaligen Humicolen, die Vitrinen und Hyalinen, die nach meiner Meinung der alten Wurzel der Heliciden am nächsten stehen, beinahe omnivor, zum mindesten zunächst Moderfresser; außer pilzdurchsetzten Pflanzenresten trifft man Insektenteile, selbst Moosblättchen im Darm, gelegentlich

gehen namentlich die Hyalinen ihres Gleichen an und lassen sich mit Fleisch allein auffüttern. Die nahe verwandten Nacktschnecken, zumal die Limaciden, verhalten sich ähnlich, bei ihnen haben wir geradezu mycetophage Specialisten. *Limax tenellus* verlebt die erste Jahreshälfte als Jugendform unterirdisch, zweifellos am Pilzmycel, im Hochsommer und Herbst tritt er mit den Hutpilzen zu Tage (vergl. o.), die Jungen von *L. maximus* finden sich im Freien nur an Pilzen, daher sie bereits zu einer besonderen Species, *L. fungivorus* (317), erhoben wurden; im Alter gehen sie mancherlei an; die Varietät *L. cinereus* ist zur Kellerschnecke geworden, so gut wie der kosmopolitische *L. variegatus*, zunächst als Moderfresser; secundär werden sie dem Gemüse und wohl auch jungen Keimpflanzen verderblich. Die *Agriolimaces*, die verhassten Gartenschädlinge, lieben gleichwohl Pilze und, was damit zusammenhängt, Fleisch, *A. agrestis* frisst gelegentlich Regenwürmer. Die Arioniden sind in erster Linie Pilzfresser. Der kleine *Arion minimus* oder *intermedius*, vielleicht die Stammart und am weitesten verbreitet (im Norden circumpolar, dazu auf Neuseeland), ist nur im Waldmoos an Pilzen zu finden; ebenso *A. subfuscus*. *A. empiricorum* ist omnivor, liebt aber nichts so sehr, als die von Entomophthoren oder Empusen getöteten und durchsetzten Mücken; gelegentlich wird er Raubtier, das junge Nestlinge des Goldammers vertilgt (324). *A. hortensis* und *Bourguignati* sind herbivore Gartenschädlinge geworden, in Oberschlesien aber traf ich den letzteren, ganz gegen die Regel, auf der Haide allein an Pilzen, ein Rückschlag oder, was vielleicht wahrscheinlicher, eine ursprünglichere Form. In Portugal kam ich mit dem Sammeln der Geomalacusarten nur durch Berücksichtigung der Pilze zu raschem Ziel, im Norden lebt der altbekannte *G. maculosus* an flechtenbewachsenen Granitmauern, in Algarbien, auf der Serra de Monchique, der *G. anguineus* an Hutpilzen.

Ob die Nacktschnecken direkt Moder fressen, wie Vitrinen, bleibt zweifelhaft; unsere kleinen Arionen und Agriolimaces nehmen frische Leberegel lebend oder tot gern an, verschmähen sie aber, wenn sie in Verwesung übergehen (Leuckart).

Von langgewundener Gehäuseschnecken Nahrung wissen wir nicht viel. Wahrscheinlich ist der Flechtengenuss der Clausilien ein uralter Zug, und unter den Pupen deutet ähnlich die *P. muscorum* auf ein hohes Alter bis zurück in die Zeit der Kryptogamenherrschaft. Die seltene *Azeka Menkeana* wird aus moderndem Laube angegeben.

Aber selbst bei den herbivoren Helices finden sich viele Anklänge an die alte Lebensweise, Anklänge, die man erst neuerdings mehr beachtet hat. Ausländische Xerophilen hat man gelegentlich nur mit Fleischkost erhalten können, *Fruticicola fruticum* verrät Raubtiergelüste (318); sie sowohl wie *Helix hortensis* durchlöchert die Blätter des Hopfens bis auf das Skelet, wiewohl Humulus lupulus durch Klimmhare, Hopfenöl, Gerbsäure, Hopfensäure, Hopfenbitter förmlich verbarricadiert ist (319). Es scheint aber, dass die Schnecken zunächst der *Sphaerotheca Castagnei* nachgehen und, dadurch an den Genuss gewöhnt, erst pilzfreie Blätter

annehmen. Mentha wird aufgesucht, von *Puccinia Menthae*, Alchemilla vulgaris, von Mehltau befallen; Petasites, Tussilago, Cirsium etc. werden von *Succinea putris* zerfressen, wenn sie mit Pilzen inficiert waren (Ludwig). Dann scheinen selbst die Raphiden von oxalsaurem Kalk nichts zu helfen, die Stahl als ein wichtiges Verteidigungsmittel gegen Schneckenfraß kennen lehrte (320).

Darf man nicht angesichts solcher Thatsachen fragen, ob die Schnecken nicht überhaupt erst durch die Pilze, welche die Blätter befallen, allmählich zu Krautfressern gezüchtet seien? Ja das häufige Auftreten von Raubtieren in ganz verschiedenen Familien (denn die sogenannten Testacelliden setzen sich aus sehr verschiedenen *Helix*-, pupenähnlichen und anderen Gestalten zusammen) beweist, dass die meisten Krautfresser noch auf der alten Stufe des zur Sarcophagie neigenden Pilzgenusses stehen geblieben sind.

Der Nadelwald ist im allgemeinen sehr arm namentlich an Gehäuseschnecken. *Helix ciliata* und *Clausilia dubia* fand v. Martens (321) bei Schluderbach unter der Rinde von Lärchenstümpfen, *Clausilia abietina* der Pyrenäen ist eine weitere Art, *Pupa secale* und *frumentum* sind am Fuß von Kiefern gesammelt, *Helix Rossmaessleri* an Nadelholzbüschen in Ungarn, *Clausilia rupestris* an Juniperus (v. Maltzan), auf den Azoren leben viele unter Wachholder, was ich bestätigen kann. Dagegen ist der Nadelwald mit der gleichmäßig durchfeuchteten, myceldurchsponnenen Waldstreu die Heimat der Nacktschnecken, und jene Lärchenstümpfe (unter der Rinde!) deuten ohne weiteres die Mycetophagie an.

Von Pilzen und Moder geht es auch hier leichter zu Blüten über, als zu Laubblättern. Daher wohl jene Beobachtungen von *Agriolimax laevis* an den weißen Randblüten von Chrysanthemum leucanthemum bei Regenwetter, oder im Innern der tutenförmigen Spatha, die den Blütenstand unserer Aroideen einhüllt, echter Moderpflanzen (403). Möglich, dass allmählich Naturzüchtung von solchem Schneckenbesuch für die Befruchtung Gebrauch macht. Am wichtigsten sind jedenfalls die Nacktschnecken für die Sporen der Basidiomyceten, die sie mit ihrem Schleim am Waldboden verbreiten, da wo der Wind keinen Zutritt hat.

Besonders interessant sind die Umwandlungen, welche schneller und energischer Nahrungsumschlag auf die Körperform mancher Schnecken ausgeübt hat.

Bei dem Gros ist mit den Rost-, Brand-, Mehltau-Pilzen allmählich der Blattgenuss erlernt, die Herbivorie nach und nach erworben worden; allmählich erweiterte sich der Darm für das größere Quantum des neuen Futters; die Schale konnte folgen in den normalen Linien.

Anders bei plötzlichem Umschlag. Eine alte Form, den Vitrinen noch nahe, ist die südeuropäische große *Parmacella*, ein reiner Pflanzenfresser, der die Blätter kleiner Kräuter abbeißt, zunächst wohl pilzdurchsetzter. Wie die viel kleineren Vitrinen, vollendet das Tier in einem Jahre seinen Lebenslauf. Für solches Wachstum auf Grund von chlorophyllhaltigen Pflanzen ist eine enorme Gefräßigkeit, eine riesige

Magenerweiterung nötig. Diese hat eine plötzliche, abgebrochene Erweiterung der kleinen Vitrinenschale bedingt, der riesige Vorderkörper passt nicht mehr ins Haus (da solche rapide Steigerung nur unter starker Feuchtigkeit möglich war, hat sich der Mantel nacktschneckenartig erweitert). Das ganze Tier steht morphologisch unter der Herrschaft des Magens, ähnlich wie *Meloe*.

Ähnlich im Äußeren die Testacelliden, und doch so verschieden, da es der Schlundkopf, bez. die Radula ist, deren enorme Vergrößerung das Tier aus der Schale herauszuwachsen zwingt (s. Cap. 10, S. 190). Gelegentlich fand ich aber eine *Testacella* noch beim Pilzschmause beteiligt.

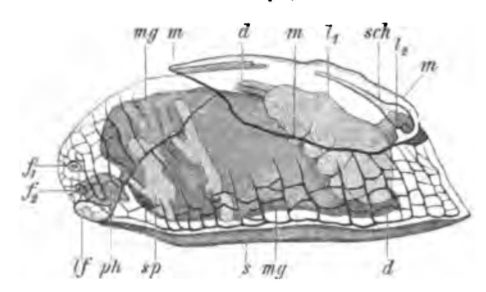


Fig. 245. *Parmacella* von links.
d Darm, *f* Fühler, *l* Leber, *lf* Lippe, *m* Mantel, *mg* Magen, *ph* Pharynx, *s* Sohle, *sch* Schale, *sp* Speicheldrüse. (Original.)

Noch seien ein paar charakteristische Züge von exotischen Nacktschnecken erwähnt. Die neuseeländischen Janellen haben Farnkrautschuppen im Magen, während sonst Farne wie alle grünen Kryptogamen (mit den erwähnten Ausnahmen) gemieden werden, also eine alte Beziehung; unter den afrikanischen Urocycliden sind ein paar Körnerfresser, sie füllen den Magen ausschließlich mit Grassamen, wahrscheinlich eine Sondererwerbung, ohne herbivore Vorfahren.

Von den Wirbeltieren sind, wie erwähnt, die Amphibien reine Carnivoren, jedenfalls auch die alten Stegocephalen und die hypothetischen Urfische, der Vertebratenstamm scheute von Anfang an die Kryptogamen, und da er Samenpflanzen noch nicht vorfand, lebte er räuberisch. Die Anpassung des *Ceratodus* an Myrtaceen ist jedenfalls eine nachträgliche. Auch vermutet Günther, dass gelegentlich Fleisch angenommen wird (412). Sich auf den Pilzgenuss zu beschränken, dazu ist wohl die Öconomie auch des niederen Wirbeltierkörpers zu compliciert in Bezug auf die Körpergröße, Bewegungsenergie und im Zusammenhange damit auf den Stoffwechsel.

Auch die Reptilien entwickeln sich zunächst als Raubtiere, die von Wirbellosen leben. Wie aber ihre wichtigste Entfaltung zeitlich mit der Genesis des Phanerogamentypus zusammenfällt, so haben die neu entstehenden Gruppen auch zum Teil im Kampfe ums Dasein die neue Chance ausgenutzt und sind herbivor geworden. Freilich sind es nicht gerade viele, aber sie fallen desto mehr ins Gewicht durch ihre oft riesenhaften Dimensionen. Wie man sich das erste Aufblühen der Monocotylen, gemäß deren jetzt noch vorherrschend aggregiertem Auftreten, in Form großartig üppiger, gleichmäßiger Dschungeln zu denken hat, so bot sich den Reptilien, die in und von ihnen lebten, bei demselben Feuchtigkeitsbedürfnis dieser Tiere und Pflanzen eine unerschöpflich reiche

Nahrungsquelle dar. Und so wurden die **Sauropoden** gezeitigt, *Atlantosaurus* von 40 m Länge, das größte Landtier, das je gelebt hat, vielleicht das größte Tier überhaupt, *Brontosaurus*, oder die Ornithopoden, der gewaltige *Iguanodon*; wahrscheinlich waren auch die merkwürdigen Dicyno-



Fig. 246. *Iguanodon Bernissartensis.* *co* Coracoid, *is* Ischium, *p* Pubis, *pp* Postpubis, *sc* Scapula. (Aus Steinmann-Döderlein.)

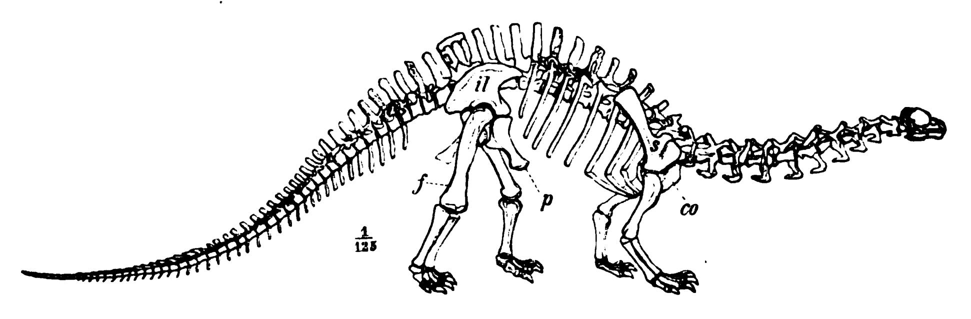


Fig. 247. *Brontosaurus excelsus.* *co* Coracoid, *f* Femur, *il* Ileum, *p* Pubis, *s* Scapula. (Aus Steinmann-Döderlein.)

donten und Cryptodonten Pflanzenfresser; ein eigentümlicher Seitenzweig, nicht riesig, aber mit einem schwerlich auf Fleischnahrung eingerichteten Gebiss, wird durch *Placodus* repräsentiert. **Die Entstehung der großen Pflanzenfresser hatte ähnlich riesenhafte Raubtiere im Gefolge**, der cretaceische *Megalosaurus* war an 15 Meter hoch. Warum haben sich die fabelhaften Gestalten nicht halten können? Ihre

Waffen trugen sie bei sich, wie der *Iguanodon* seine Daumensporen. Gerade das zeigt, dass es ihnen an der Adaptionsfähigkeit an veränderte Verhältnisse fehlte. Sie waren plump und langsam, nur auf weite Flächen sumpfig üppiger und doch leicht zu durchbrechender Monocotylendickichte angewiesen (man denke sich einen Bambus- oder noch besser vielleicht einen Bananenwald!). Es fehlte ihnen die Schnelligkeit, die Beweglichkeit, welche die fortschreitende Differenzierung der Pflanzenwelt in Wald und Wiese, in Urwald mit dicken Holzstämmen, und in Steppe und Wüste mit nur vereinzelt und zeitweise üppiger Vegetation verlangt. Sie mussten vielleicht selbst Raubtieren erliegen, die, auf anderem Terrain mit reicherem Wechsel der Bedingungen erzogen, der plumpen Kraft erhöhte Gewandtheit entgegenzusetzen hatten. Klimatische Faktoren mögen mitgewirkt haben, indem den Ungetümen nicht erlaubt war, durch ausgiebige aktive Wanderungen ungünstigen Veränderungen auszuweichen; sind doch die Reptilien noch jetzt außerordentlich ortsbeständig.



Fig. 248. Schädel von *Dicynodon feliceps*. *g* Quadratum. (Aus STEINMANN-DÖDERLEIN.)

Die Ernährung der recenten Kriechtiere haben wir vorhin besprochen, ebenso die der Vögel. Die Säugetiere beginnen wieder mit Fleischfressern. Es kann wohl als ausgemacht gelten, dass die alten triadischen, vielleicht bis zum Perm hinunter, Kreatotherien waren. Auch das ist sicher, dass die Beute ursprünglich vorwiegend den Wirbellosen entnommen wurde, das Schnabeltier lebt von Gewürm, die Insektenfresser stehen dem Urstamm besonders nahe; wenn der Igel Mäuse frisst, ist es eine spätere Bereicherung seines Küchenzettels; dass er Früchte liebt, aber kein Kraut, beruht vielleicht auf älterer Erwerbung. Der brasilianische Krabbenbeutler, *Didelphys cancrivorus*, ist ein gutes Beispiel für die ursprüngliche Vielseitigkeit, er »sucht Krabben in den Sümpfen, jagt Vögel, frisst deren Eier, auch Amphibien und Insekten« (325); nur die Vögel sind später dazu gekommen. Man kann vielleicht noch weiter gehen und die Vermutung aussprechen, dass die alten Pantotheria, so gut wie die Monotremen, die Insekten am liebsten da aufsuchten, wo sie am meisten zu finden waren, dass viele von ihnen Ameisen- und Termitenfresser waren, mit langer klebriger Zunge, entsprechenden Speicheldrüsen und starken Krallen, wir finden solche Formen unter allen altertümlichen Gruppen, *Echidna* (Fig. 250) unter den Monotremen, *Manis* (Fig. 252) und *Myrmecophaga* (Fig. 251) unter den Edentaten, *Myrmecobius* (Fig. 249) unter den Marsupialien. Sehr bemerkenswert aber ist es, dass dieser Beutler in seinem Gebiss mit der höchsten Zahnzahl (52) am meisten an gewisse altmesozoische Pantotheria erinnert, und auch jener altertümlichste Beutler, der erst in einem schlechten

Exemplar bekannt ist, ist Gräber und Ameisenfresser. Auf solcher Wurzel kann man aber die Wandlungen der Ernährung ganz ähnlich verfolgen, wie wir es bei Insekten und Weichtieren fanden, nur muss man anstatt mit Pilzen*) mit Fleisch einsetzen, so dass allmählich an Stelle der niederen Beutetiere höhere treten, Reptilien, Homoiotherme; der Weg zur Phyllophagie geht meist über Holz, Wurzeln, Blütenstoffe, Früchte; und mit der größten Beweglichkeit, namentlich auf den wasserärmsten Gebieten, Steppe und Wüste, geht die Durchbildung der Pflanzenkost Hand in Hand. Die anatomische Umwandlung des Gebisses ergiebt sich von selbst, man folge den Handbüchern.



Fig. 249. *Myrmecobius fasciatus* 1/2. (Nach Brehm.)

Die Beuteltiere teilt man ja längst entsprechend ein, in die *Entomophaga* und *Kreatophaga* (wobei allerdings *Myrmecobius* zu den letzteren, *Didelphys* zu den ersteren gestellt wird), die *Carpophaga* und *Poephaga*. Unter den letzteren, den Grasfressern, geht der nagetierähnliche Wombat ebenso gut den Wurzeln nach, wie dem Gras; erst

*) Pilzliebhaberei ist gerade keine Seltenheit, man denke an die Trüffelsuche mit Schweinen oder Hunden, an die Hirschtrüffel. Das Eichhörnchen spießt in Sibirien Pilze an Nadeln und Lärchenzweige als Wintervorrat auf u. s. w.



Fig. 250. *Echidna hystrix* 1/5. (Nach Brehm.)

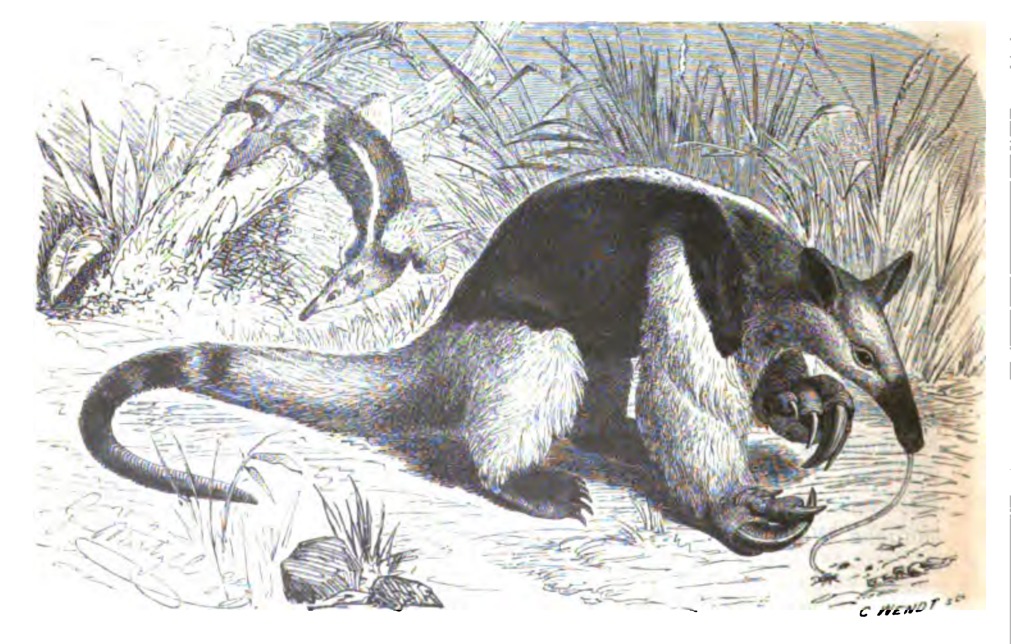


Fig. 251. *Myrmecophila tridactyla* 1/3. (Nach Brehm.)

die beweglichen Känguruhs sind reine Herbivoren. *Tarsipes*, der Beutelrüssler, nährt sich von Honig, den er aus Blüten leckt, und Kerfen, besonders Fliegen und Motten.

Allen Placentalien werden die *Sarcotheria* zu Grunde gelegt (ich folge dem von STEINMANN und DÖDERLEIN entworfenen Stammbaum). Unter den Raubtieren gelten die Bären als eine spät aus Caniden entstandene Familie; nur sie lieben Honig und nähren sich unter Umständen schließlich von Kräutern, als die einzigen unter den reißenden Tieren. Unter den Insektivoren lebt *Cladobates* von Kerfen und Früchten.

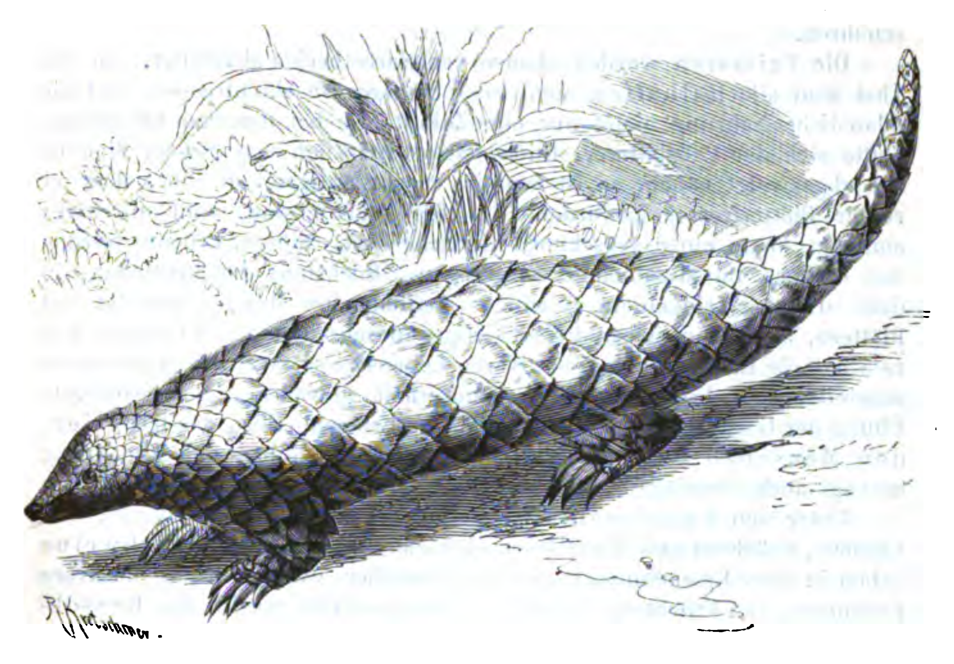


Fig. 252. *Manis pentadactyla* 1/8. (Nach BREHM.)

Die Chiropteren zerlegen sich in Insekten- und Fruchtfresser (*Pteropus*), ohne völlig scharfe Trennung der Ernährung, auch die Vampyre sollen sich ebenso oft (vielleicht regelmäßig) den Magen mit Bananen füllen, als sie Blut saugen oder Insekten fangen (336). Das größere Körpermaß der fliegenden Hunde ist wohl ebenso gut auf eine gesonderte Abstammung, als auf die vegetabilische Ernährung zu setzen. Unter den Nagetieren sind die Sciuromorphen die ältesten. Das Eichhörnchen aber ist ein gefürchteter Nestplünderer, die Haselmäuse haben oft Raubtiergelüste, und lieben Früchte. Die Biber fällen Holz und schälen die Rinde ab. Ähnlich die Mäuse, die Holz, Wurzeln, Samen zum guten Teil den Blättern vorziehen. Erst die relativ jungen Dipodiden, sowie die Hasen, die in Europa wenigstens erst im Pliocän auftreten, und die leichtbewegliche Steppenbewohner sind, fressen nur grüne

Pflanzenteile und werden höchstens durch des Winters Ungunst dazu gebracht, Rinden zu benagen. Und mit der Pflanzennahrung bilden sich, wie bei den Wiederkäuern, die prismatischen Backzähne aus (354).

Die Edentaten sind teils insektivor, *Dasypus*, *Manis*, *Myrmecophaga*, *Orycteropus*, teils herbivor, die lebenden und die ausgestorbenen Riesenfaultiere (*Megatherium*). In ihrem Kreis hat sich der Wechsel der Ernährung auf besonders kurzem Wege vollzogen; die Amplitude dieser Tiere ist auch sonst gering, Scharrer (aber nicht eigentliche Höhlenbewohner) und träge Kletterer. Diese Blattfresser mögen in der That die einzigen Baumtiere sein, die sich in so einseitiger Beschränkung ernähren.

Die Primaten werden ebenso von Sarcotherien abgeleitet. In der That sind alle Halbaffen mehr oder weniger Insektenfresser, und die pflanzliche Nahrung bietet nur eine Zukost, die bei manchen überwiegt. Sollte sich der Pelzflatterer, *Galeopithecus*, wirklich von diesem Stamme aus abgezweigt haben, so ist fast das merkwürdigste an ihm, dass er reiner Blätterfresser geworden ist. Die Affen sind wohl durchweg omnivor, kaum einer verschmäht tierische Kost. Blüten, Früchte werden den Blättern im allgemeinen vorgezogen. Höchstens die Brüllaffen, in dem uralten Waldgebiete Brasiliens, stillen den Hunger zumeist mit Blättern, aber keineswegs in einseitiger Beschränkung. Übrigens war es wohl die Erhaltung der omnivoren Lebensweise, welche, wiewohl sie scheinbar den bequemsten Lebensunterhalt gewährt, die vielseitigste Übung der Geisteskräfte in sich schließt und so schließlich das Hirntier, den Menschen, erzeugte. Jede einseitige Richtung der Ernährung erzeugt auch einseitige Entwicklung körperlicher und geistiger Anlagen.

Unter den Ungulaten nähren sich die Klippdachse, *Hyrax*, von Körnern, Früchten und Wurzeln, noch nicht von Blättern. Die Schweine haben in ihrer Erscheinung etwas altertümliches, was durch ihre omnivore Ernährung von Früchten, Wurzeln, Tieren bestätigt wird. Die Rüsseltiere, Rhinoceroten und Nilpferde (Brontotherien u. a.) sind Ungeheuer, die sich in erster Anpassung an reine Herbivorie in tropisch üppigen Sumpfgebieten entwickelt haben, mögen auch einst die sibirischen Vertreter, bevor sie herumirrend in Schneefelder gerieten, versanken und uns erhalten blieben, in bereits weitgehender Adaption an den Kiefernwald rauher Haiden sich gewöhnt haben und der Elefant am Kilimandscharo bis an die obere Waldgrenze hinaufsteigen. Diese Tiere, wenn auch bedeutend fortgeschritten gegenüber den mesozoischen noch riesigeren phytophagen Reptilien, sind doch wie diese dem Untergange geweiht. Die Pferde, welche vielleicht auch in Freiheit häufiger gedörrtes Steppengras und Samen der frischen Weide vorziehen oder doch solche Nahrung schwerlich verschmähen, sind wohl bereits im Eocän entstanden, die ersten beweglichen herbivoren Landtiere, die gelernt haben, auch die oberirdischen Pflanzenteile der Wüstenflora sich zu Nutze zu machen (— die allzeit vorhandenen unterirdischen wurden wohl schon eher durch kleine Nager ausgebeutet —). Die jüngsten

Sprossen des gesamten Mammalientypus sind die reich entfalteten, auf große Quantitäten krautigen Futters eingerichteten Wiederkäuer; ihre modernste Differenzierung in Schafe, Ziegen, Rinder und besonders viele und vielgestaltige Antilopen stellt das Ende der Säugetierschöpfung dar, sie beginnt mit Fleischfressern.

Der allerweiteste Weg, und doch eine Art Rückschlag in uralte Ernährungsweise der ersten Landtiere, führt Säuger zum Genuss von Kryptogamen. Schon die Nadelhölzer werden gemieden, sie haben keineswegs, wiewohl alt, doch die erste Nahrung geboten; die Eichhörnchen naschen die Samen (wie zahlreiche Vögel), jene sibirischen Pachydermen sind erst durch strenge Züchtung unter dem Drucke des ungünstigsten Klimas zur Kiefernweide gebracht worden, so gut wie unsere Hirsche nur im strengen Winter die jungen Fichtenschonungen verbeißen und niederhalten. Eine bedeutende Steigerung aber in derselben Richtung ist die winterliche Flechtenernährung hochnordischer Ruminantien, des Moschusochsen und des Rens. Vielleicht hängt mit dieser, die gewissermaßen ein Zurücksinken auf eine der ersten nutritiven Stufen der Landwirbellosen bedeutet, der Appetit der Rentiere nach Mäusen und Lemmingen zusammen. Fast noch weiter, die letzte erklimmbare Stufe der Phytophagie vorwärts, oder wenn man will rückwärts, liegt die Algen-, bez. Tangfresserei von *Rhytine* und *Trichechus*. Beide sind aber innerhalb ihrer Gruppen die weitest umgebildeten Formen, *Rhytine* unter den Sirenien, das Walross, das sonst Muscheln (*Mya truncata*) bevorzugt, aber auch Warmblüter nicht verschmäht*), unter den Robben. Sie bilden ähnlich extreme Ausläufer, als ein Papagei, der Farne frisst, und die Meerechse, die nach Tangen taucht. Es ist aber viel leichter, einen Pflanzenfresser (durch künstlichen Rückschlag) an Fleischnahrung zu gewöhnen, wie man es gelegentlich von Hasen und Ziegen liest (ähnlich Semper's Präriehunde) oder Kühe mit Fischen ernährt werden auf Island, und ein Kameel einen gekochten Hammel verzehrt (Karl Peters), als ein Raubtier an vegetabilische Kost (366).

So kann man überall, bis zu den scheinbar durch Volum, Beweglichkeit und geistige Beanlagung von den Nahrungsgesetzen der Evertebraten befreiten Mammalien hinauf, dasselbe Gesetz der Ernährung verfolgen. Das, was die Natur an der terrestrischen Pflanze am üppigsten und massenhaftesten erzeugt, was sie am verschwenderischsten wegwirft, die Laubblätter, ist vom Tierreich erst zu allerletzt ausgenutzt worden, — vielleicht ein überraschendes Resultat für den, der da an ein bereits erreichtes öconomisches Gleichgewicht in der gesamten Welt des Organischen glaubt. Nirgends tobt der Kampf ums Dasein heftiger, als auf dem Gebiete der Ernährung; der Olm, der in allen Krainer Höhlen, wo er vorkommt, den größten Gammariden *Niphargus orcinus* ausgerottet hat, ist ein gutes Beispiel unter vereinfachten Bedingungen;

---

*) Nach Kükenthal ist im Magen des Walross wiederholt Robbenspeck gefunden. Der Weißwal meidet seine Gesellschaft.

aber dort reguliert sich auch der ganze nutritive Kreislauf auf dem einfachsten Grunde der Landtierernährung überhaupt, nach dem zarten Pilzmycelium. Ganz anders auf dem Lande, so weit Sonne und Wasser eine große grüne Bodendecke geschaffen haben. Im Meere ist jener Gleichgewichtszustand, wie es scheint, annähernd erreicht, kaum ein Organismus entsteht oder geht zu Grunde, der nicht durch Tiere verbraucht würde; es existiert kaum andere Zersetzung. Auf dem Lande schieben sich die Pilze ein, welche, als Bakterien, im Großen und Ganzen noch bei weitem mehr abgestorbene Pflanzenteile verarbeiten, als von den Tieren consumiert werden. Die theoretische und praktische Naturwissenschaft stand bis weit in die zweite Hälfte unseres Jahrhunderts hinein unter der Annahme, dass zur Pflanzenernährung Pflanzenverwesung notwendig sei, bis die modernere Physiologie den Gegenbeweis brachte. Die Züchtungen in reinen Salznährlösungen zeigten, dass die grünen Pflanzen lediglich auf anorganischer Basis zu gedeihen vermögen; höchstens die Stickstofffrage ist auch jetzt noch nicht ganz gelöst.

Wenn aber dem so ist, dann darf man füglich fragen, ob nicht auch auf dem Lande jener Gleichgewichtszustand der organischen Natur als möglich gedacht werden kann, bei dem jedes überflüssige, der Fortpflanzung entbehrliche Vegetationsprodukt in einen Tiermagen wandert? Das würde für die Zukunft noch eine ungeheure Perspektive gewähren. Noch fällt der Riesenanteil der Pflanzenwelt der Verwesung, nicht der Verdauung anheim, nur auf den trockensten Stellen der Erde, wenn in der Wüste ein seltener Regenschauer die Keime und Wurzelstöcke zu schnellstem Hervortreiben grünen Laubes und eiliger Blüten weckt, mag ein flüchtiges Gazellenrudel gelegentlich die ephemere oberirdische Flora gründlich ausnutzen. In allen reicheren, d. h. feuchteren Vegetationsgebieten ist es nur ein kleiner Bruchteil, der von den Tieren gebraucht wird; höchstens macht sich plötzlich überhandnehmender Insektenfraß einmal im umgekehrten Sinne bemerklich und zeigt, wie statt des Gleichgewichts noch in unbestimmtem Schwanken gröberer Zufall herrscht. Noch steht für eine durchgebildete gesetzmäßige Ausnutzung der Phanerogamen und noch mehr der grünen Kryptogamen zukünftiger Naturzüchtung ein Riesenfeld offen.

Neunundzwanzigstes Capitel.

Schlussbemerkungen.

Die einfache Möglichkeit, der Tierwelt allmähliche Herausbildung von verschiedenen Seiten, und damit auch von der des terrestrischen Einflusses, zu beleuchten, ergiebt bei näherem Eingehen eine ganz ungeheuere Wahrscheinlichkeit für die weitgehendste Bedeutung der Landanpassung. Ja es scheint, dass bis in die ersten Anfänge tierischer Existenz ein hoher Anteil schöpferischer Anregung dem Landleben zukommt, ein Anteil, der dann unausgesetzt bis zu den obersten Stufen die unendlich reiche animale Schöpfung begleitet.

Die Hypothese, welche in den Bakterien die ersten Lebewesen erblickt, setzt gleich mit Geschöpfen ein, zu deren Wesenheit ein zeitweiliger Lufttransport fast zu gehören scheint, die ihre höchste Entwickelung auf dem Lande haben und nur spärlich in das Meer vordringen.

Aber auch ohne solche Annahme kann man, bei der höheren Tierwelt bestimmter als bei der niederen (die Typen etwa zu zwei gleichen Halbteilen geschieden), an den Wassertieren irgend welche Züge nachweisen oder vermuten, die auf zeitweiligen Landaufenthalt einstiger Vorfahren deuten, und die anfängliche Teilung in Hydato- und Geozoen erweist sich als eine nur für die enge Gegenwart berechtigte. Die ganze organische Schöpfung erscheint als eine Kette von Wasser- und Landanpassungen, gegründet auf die höchste Lebensanregung in der Berührungslinie zwischen Land, Wasser und Luft, anfangs vielleicht bequemerer Lebensführung halber immer stärker zum Wasser neigend, später immer und immer fortschreitend zum Land.

Manche Geschöpfe, die wir jetzt im Wasser oder auf dem Lande sehen, haben wohl in ihrer Ahnenreihe den größten biologischen Wechsel, den des Mediums, wiederholt durchgemacht, ja die vollendetsten Landtiere, Arthropoden und Vertebraten, am wahrscheinlichsten. Die Reihe lässt sich bei einem Wal etwa, um einen hochstehenden Rückwanderer zu nehmen, verfolgen vom Meere aufs Feste, wo Säuger aus alten Reptilien entstanden. Hier wurden die Haare, die der Wal freilich fast wieder einbüßte, erworben, der äußere Gehörgang so wie die Erzeugung lebendiger Jungen. Die Reptilien führen auf noch ältere Stegocephalen zurück. Von ihnen datiert vielleicht die Lunge, sowie die gröbere Gliederung der Extremitäten der Länge und Quere nach, so weit sie noch nicht wieder verschwunden sind. Die Lunge stammt vielleicht von noch älteren Placodermen, Landtieren aus feuchtestem Klima; vielleicht haben sie auch die erste Extremitätenstütze gegeben. Hier wird der Weg dunkel. Folgen wir der Annahme, dass die Vertebraten

unter dem Einfluss des Landlebens aus höheren Würmern entstanden, mit einer größeren Reihe Kiemenspalten zu beiden Seiten, dann sind wir wieder im Wasser, und zwar im Meere angelangt. Von dieser Übergangsstufe stammen her jene embryonalen Reste der Kiemenspalten mit Thymus und Schilddrüse, vielleicht das mittlere Ohr mit der Eustachischen Röhre, möglicherweise die Spritzlöcher als Nasenrest. Es ist aber nicht ausgeschlossen, dass jene Anneliden, von denen aus die ersten Landtiere entstanden, in terrestrischen Oligochäten wurzelten. Das rote Blut wenigstens ist wohl auf feuchtem Ufersaume alter Binnengewässer erworben. Vielleicht stammt die Segmentierung des Leibes von damals. Und man kann so weit gehen, auch die secundäre Leibeshöhle, das Cölom, als Entodermausstülpung solchem terrestrischen Einfluss auf die Rechnung zu setzen. Nicht in der Weise, wie es jetzt, durch Spaltung des Mesoderms, bei den Vertebraten entsteht, sondern in Form von Darmdivertikeln, d. h. als innere Oberflächenvergrößerung zum Zwecke der Atmung, bei Erhärtung des Integumentes in toto oder bloß auf dem Rücken. Wenigstens scheint die Bildung von äußeren Kiemen, und damit im Zusammenhange die eines Herzens oder Rückengefäßes mit solcher schützenden Verdickung des Integumentes, zum mindesten in der Gezeitenzone bei zeitweiliger Exposition Hand in Hand zu gehen. Die parenchymatösen Plattwürmer, als streng aquatile Vorfahren, entbehren noch der gesonderten Atemorgane und des geordneten Kreislaufes. Und damit wären wir auf der untersten Stufe der Metazoen angelangt, mit fortwährendem Wechsel des Luft- und Wassereinflusses.

Selbstverständlich liegt in dieser Ableitung eine ganze Reihe hypothetischer Möglichkeiten; wir sind noch nicht so weit, schärfer zu präcisieren.

Es leuchtet aber wohl als richtig ein, dass überhaupt verschiedene Abstufungen vom Wasser, vom feuchten und vom trockenen Lande bei der Herstellung eines so hoch entwickelten Tieres mitgewirkt haben. Die Ansicht, das Landleben veredle die Organisation, so dass die Landtiere den aquatilen überlegen seien, ist alt. Jedoch man darf wohl so weit gehen, zu behaupten, dass jeder größere Fortschritt, wie er sich von Typus zu Typus steigert, auf dem Lande errungen wurde.

Dabei scheint es, als ob von klimatischen Änderungen, welche Teile unseres Erdballes betrafen, stärkerer Antrieb zur Züchtung neuer schärfer geschiedener systematischer Gruppen, gewissermaßen sprungweise ausgegangen sei — nicht im Sinne einer veralteten Kataklysmentheorie, sondern zur Erzeugung, sagen wir, von Ordnungen oder Klassen, die sich später erst weiter ausbreiteten; die feinere Detaillierung der Schöpfung, etwa nach Familien, Gattungen und Arten, dürfte mehr dem Kampf ums Dasein, wie er zwischen den Organismen gegenseitig geführt wird, entspringen; der Kampf mit dem Klima fordert andere Waffen, andere Schutzmittel, andere Umwandlungen.

Man kann sich vorstellen, dass in tropischen Waldungen, die seit uralten Zeiten auf den Leichen der Vorfahren wuchern, seit ebenso

langer Zeit Landplanarien hausen, dass diese in eine Reihe von Arten zerfallen, indem die einen klettern, die andern am Boden bleiben, einige dieser Tiergattung nachstellen, andere jener, und indem sie sich ihrem engeren Aufenthalte in verschiedener Färbung anpassen; — sobald aber durch veränderte Feuchtigkeits- und Wärmeverhältnisse der Urwald zurückzugehen beginnt, allmählich Buschwaldung, schließlich Steppe wird, dann können die Planarien als solche nicht mehr bestehen; entweder sie gehen zu Grunde, oder sie ziehen sich ins Wasser zurück, dort ihr Feuchtigkeitsbedürfnis sättigend, oder sie entwickeln schlummernde körperliche Anlagen zu neuer Accommodation, verlieren ihr Flimmerkleid, bekommen ein widerstandsfähiges Integument, werden segmentiert u. s. w., kurz sie können keine Landplanarien bleiben.

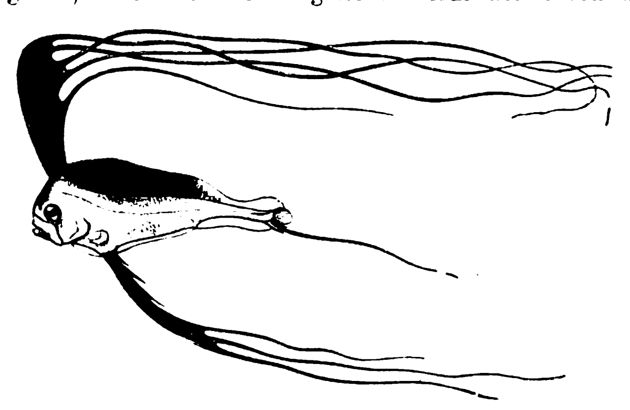
Nun ist es vor der Hand sehr schwer zu entscheiden, wie viel Anregung der Trocknis, wie viel dem Klimawechsel zufällt. Wüste und Polarzone sind die beiden Extreme, deren Eroberung der Tierwelt gleich schwer geworden zu sein scheint. Beide sind gleich artenarm. Doch genießen die Polartiere den Vorteil, dass ihnen im Wasser mit seinem Gleichmaß eine reiche Nahrungsquelle zu Gebote steht, daher die hohe Individuenzahl der spärlichen Species. Am stärksten wirkte in jedem Falle ein Wechselklima, wie es am meisten die gemäßigten Breiten auszeichnet. Gleichmäßig feuchte Wärme erleichtert die Auswanderung aufs Land, Gegensatz von Wärme und Kälte, von Dürre und Regenzeit, heischte die stärksten Anpassungen. Ihnen ist wohl das Puppenstadium der Kerfe zu verdanken, die Kälte zwang vielleicht viele Formen zur Rückwanderung, etwa die Seesäuger, die Wasserinsekten, die Basommatophoren, anderen schuf sie Wärmeschutz, den Homoiothermen, den Trichopteren, Schmetterlingen (?) u. v. a.

Die Umwandlung des Integuments in Folge des Austrocknens kann man geradezu in einer Consolidierung als einen Schrumpfungsprocess auffassen, es wird eine Dehnung der Haut wesentlich erschwert, d. h. die Landtiere sind kleiner als die des Wassers, natürlich Gleiches mit Gleichem verglichen; unter den terrestrischen sind die hygrophilen auch die umfänglicheren. Freilich fragt es sich, ob die mesozoischen Dinosaurier auf dem Lande nicht den größten Walfischen annähernd gleich kamen an Länge; jedenfalls doch nicht an Masse; sicherlich lebten diese Landriesen in feuchtem Klima. Unter den lebenden Reptilien ist der Unterschied der Größe je nach dem Medium sehr auffallend: Krokodile und Seeschildkröten im Wasser, Riesenschlangen und Elefantenschildkröten im Feuchten; Land- und Wasserkrebse entsprechend verschieden groß. Die Wasserinsekten umfassen zwar nicht die allergrößten, ihrer geringeren Differenzierung entsprechend, aber selbst die kleinsten Wasserkäfer reichen längst nicht an die minutiösen Landformen heran, ähnlich unter den Dipteren u. s. w. Die größten Pulmonaten sind Landtiere, natürlich im Feuchten, die Basommatophoren im Wasser halten sich zwar in einem gewissen mäßigen Körperumfange, sinken aber doch bei weitem nicht auf das geringe

Körpermaß kleiner Landpupen herab. Landprotozoen sind kleiner als die Parallelarten im Wasser. Ob sich wirklich ein absoluter oberer Grenzwert für die Größe der Landtiere berechnen lässt, wie man es aus dem notwendigen Verhältnis zwischen Skelet und Muskulatur hat ableiten wollen, bleibt bei der Unsicherheit der Grundlagen doch wohl zweifelhaft. Auch der größte Baum ist nur so lange der größte, bis ein größerer gefunden wird.

Da die erste Erwerbung eines Hautskelets im Chitinpanzer bestand, wurde den Chitintieren von früh an die Beteiligung an der Festlandseroberung sehr leicht. Doch führte diese bald zu einer Verstärkung des Skelets, und hierdurch zu einer energischen Einschränkung des Körperumfanges. Darin aber liegt der Grund, dass es die Arthropoden, seit uralter Zeit gegen des Landes Einflüsse gewappnet, zwar zu einer unermesslichen Menge von Einzelanpassungen gebracht haben, nie aber zu einer Beherrschung wie nach einander die verschiedenen Wirbeltiergruppen.

Der austrocknende Einfluss der Luft macht sich, wie an der Körpergröße, so an der Form geltend. Auf der einen Seite ist den Landtieren zwar eine höhere Gliederung des Körpers und der Extremitäten geworden, auf der anderen aber muss man ihnen eine abgerundete Harmonie der Umrisse zusprechen. Ein Fisch und ein Wal mögen die plumpsten Vertebraten sein, dennoch sind die langen Fortsätze, wie sie manche tragen (Fig. 253), auf dem Lande unmöglich. Bizarrerien fehlen auch hier nicht (Phasmiden, Zirpen), aber sie beschränken sich auf die kleineren. Den langen Fühlern eines Hummers stehen die einer *Locusta* gegenüber; dem Regenwurm der Reichtum an Anhängen bei Polychäten, den glatten Pulmonatenschalen die bestachelten Prosobranchiengehäuse, den zu allgemeiner Convergenz verurteilten nackten Landschnecken die abenteuerlichen Gestalten der Hinterkiemer, ihren einfachen Fühlern die Cephalopodenarme, wenn auch nicht als homologe Teile. Gestalten, wie eine *Cyanea* mit ihrem Tentakelbesatz, sind auf dem Lande undenkbar, teils wegen der Trocknis, teils wegen der Beschränkung des Raumes durch Bodenunebenheiten und Pflanzenwuchs, teils wegen der viel heftigeren, durch kein schweres Medium abgeschwächten Bewegungsstöße. Die Beschränkung des Raumes bedingt wohl vorwiegend die Verein-


Fig. 253. Junger *Trachypterus*. (Aus Boas.)

fachung der Gestalten im Süßwasser, wiewohl hier noch andere Verhältnisse mitsprechen mögen.

Der wesentlichste Unterschied der Wasser- und Landtiere ist wohl neben dem Integument immer in der Bewegung zu suchen. Auf dem Lande wird Wimperung für die Locomotion so gut wie unbrauchbar. Die Erschwerung aber der Fortbewegung lässt nur Bilaterien zu, welche die gesamte Kraft nach einer Richtung concentrieren. So sind Echinodermen von selbst ausgeschlossen. Die volle Durchbildung des Landlebens wird erst erreicht in längeren, gestützten und geknickten Extremitäten und in der Umwandlung zum mindesten der sämtlichen willkürlichen Muskulatur in quergestreifte. Ja diese kann meiner Meinung nach nur durch das Landleben erklärt werden. Mit ihr aber hängt vieles zusammen, was zur Veredlung führt, größere Regsamkeit und damit zusammen höhere Sinnesschärfe, höhere Entwickelung des centralen Nervensystems. In dieser Hinsicht finde ich eine glänzende Bestätigung in den jüngst von Steiner veröffentlichten Resultaten seiner Untersuchungen über die Funktionen des Centralnervensystems der wirbellosen Tiere (326). Nachdem er das Hirn der Wirbeltiere als »das Bewegungscentrum in Verbindung mit den Leistungen wenigstens eines der höheren Sinnesnerven« definiert hat, findet er, dass allein die Arthropoden ein echtes Hirn haben, repräsentiert durch das dorsale Schlundganglion. Selbst bei Anneliden und Mollusken (unter denen bei den Cephalopoden dieses Ganglienpaar dem Großhirn der Vertebraten an die Seite zu setzen ist, da seine Exstirpation den Bewegungen alles Spontane, allen freien Willen nimmt) wirkt die Entfernung des oberen Schlundknotens gar nicht auf die Bewegung, einseitige Zerstörung eines unteren Schlund-, bez. Pedalganglions dagegen erzeugt Lähmung auf der operierten Seite; nur bei Krebsen, Insekten, Myriopoden (*Julus terrestris*) folgt aus einseitiger Exstirpation der oberen Ganglien Lähmung der Gegenseite, wie bei Vertebraten, eine Einrichtung, die wohl kaum hoch genug angeschlagen werden kann.

Mit dieser Bewegung hängt z. T. eine Frage zusammen, auf die man in neuerer Zeit verschiedentlich umsonst eine Antwort suchte, die nämlich, warum es auf dem Lande keine festsitzenden Tiere giebt. Zunächst muss vielleicht eine Ausnahme constatiert werden; die ostindische Landnapfschnecke *Camptonyx*, die nach Art der Patellen an Felsen angeheftet ist; möglich indes, dass auch sie nächtliche Ausflüge unternimmt. Man kann, wie wir gleich sehen werden, noch manche Unterschiede des Mediums heranziehen, der wichtigste ist der der Locomotion. Da im Wasser der größere Teil des Tieres getragen wird, so wird auch ein Tier in der Ruhelage am Boden nur mit einem Minimaldruck auf die Unterlage wirken; da reicht die Gewalt jeder kleinen Wasserbewegung, welche die der Luft an Energie um ein vielfaches übertrifft, längst hin, um das ruhende Geschöpf aus seiner Lage zu reissen; wer je in der Brandung des Ozeans badend sich an Klippen festzuhalten suchte, um von jeder Woge emporgeschleudert zu werden,

hat eine experimentelle Vorstellung; der stärkste Sturmwind gleicht nicht der gewöhnlichen Meereswelle, die bei Windstille ans Ufer schlägt. Festsitzende sind aber vorwiegend in den oberen Regionen entstanden, von wo sie in einige Tiefe dringen; in größeren Tiefen liegt ein leichter Schlick, der wahre Sessilität ausschließt; übrigens würden auch dort schon die Tiefenströmungen ausreichen.

Umgekehrt auf dem Lande. Hier wird das ruhende Tier mit dem ganzen Eigengewicht am Boden gehalten, und bei stärkerem Winde genügt ein kleiner Bruchteil seiner gesteigerten Muskelkraft zum Anhalten. Grund genug, um den Vorteil gelegentlicher Locomotion nicht wieder preiszugeben. — Dazu andere Ursachen. Das Wasser ist Träger eines reichen Lebens, das sich schwimmend, pelagisch in ihm abspielt, das Luftmeer wird stets nur zeitweilig durchfahren, jedes Landtier hat seine Heimat am Boden. Daraus folgt, dass den Sessilen im Wasser unausgesetzter Nahrungsreichtum zuströmt, der auf dem Lande nur ausnahmsweise durch günstigen Wind gebracht wird (Blütenstaub z. B.). Die Integumentbeschaffenheit gestattet aber nicht einmal Apparate, um solchen Regen bequem aufzufangen, Nesselkapseln schließen sich aus, Strudelwerkzeuge müssten enorm groß sein, um einen Windwirbel herbeizulenken. Tiere, die auf dem Lande sich der Sessilität nähern wollen, brauchen andere Werkzeuge, um einen größeren Umkreis auszunutzen (das Netz der Spinnen, die Zunge des Chamäleon, die Trichter der Ameisenlöwen). Die höchste temporäre Sesshaftigkeit erreichen Tiere, welchen als Ectoparasiten ungemessener Nahrungsüberfluss zu Gebote steht, wie die Schildläuse. Gallmückenmaden und derartige, die doch auch lange Zeit sessil sind, wird man nicht herrechnen wollen.

Übrigens ergeben sich aus diesem Gegensatze noch manche andere. Im Wasser sind häufig die Larven frei beweglich und schwärmen nach günstigen Wohnplätzen umher, wo sie sich festsetzen. Umgekehrt auf dem Lande; die Jugendformen, bei den Insekten die Larven, sind langsamer als die Alten. Bei Säugern mag oft das Kind lebhafter sein als die bedächtigen Eltern, gleichwohl fällt letzteren das größere Ausmaß des Ortswechsels zu. — Das führt zur Fortpflanzung. Man kann füglich fragen, ob nicht deren höchster Ausdruck, die Sexualität, überhaupt durch die Landanpassung ursprünglich erzeugt sei. Düsing's Annahme, dass der Anlass zur geschlechtlichen Fortpflanzung in der Einwirkung ungünstiger Umstände zu suchen sei, denen entgegenzuwirken ist, hat schon zu dem Hinweis geführt, das Austrocknen von Wassertieren möge ein solcher Umstand sein. Wenn aber die Annahme, dass des Lebens Anfang an der Grenze von Wasser und Land zu suchen sei, auch nur einige Berechtigung hat, muss da nicht solches Austrocknen als erste Ursache der Geschlechtserzeugung angesehen werden?

Der leichtere Broderwerb im Wasser, der zum guten Teil gleich die vorteilhafteste animalische Nahrung liefert (allerdings ist auch auf dem Lande die vegetabilische Ernährung erst secundär erworben), dieser Broderwerb bewirkt eine hohe Steigerung der ungeschlechtlichen Ver-

mehrung, die zu einer überreichen Stockbildung führt, bei den niederen Korallen und Bryozoen nicht nur, sondern selbst noch bei dem Seitenspross aus der Wurzel des höchsten Typus bei den Tunicaten und gelegentlich selbst bei Anneliden (Fig. 254).

Ganz anders auf dem Lande. Stockbildung haben nur die Pflanzen und, wie es scheint, vorwiegend die höheren erworben, noch verzweigen sich Farne und Palmen wenig, Dicotyledonen desto mehr. Unter den Tieren finden wir wohl noch unter niederen Teilung, bei Würmern gelegentlich; Regenerationserscheinungen selbst nehmen nach oben hin immer mehr ab, sie kommen noch den Schnecken zu, den Myriopoden, Spinnen, (den Landkrebsen?), den Amphibien, den Echsen (im Schwanz) bis zur Wiedererzeugung überzähliger Finger beim Menschen; sie fehlen, wie es scheint, den Insekten völlig, wiewohl noch die Heuschrecken ihre Sprungbeine durch gesetzmäßige Autotomie dem Verfolger überlassen. Zur Vermehrung aber führt die Teilung auf dem Lande nur in sehr beschränktem Maße. Die anderen Formen der ungeschlechtlichen Vermehrung durch Parthenogenese (Aphiden), Pädogenese (Cecidomyien) ist erst sehr spät erworben; sie fehlt noch allen jenen älteren Formen, die sich vom Raube nährten (eine Lebensweise, die bei der Schwierigkeit der Beuteerlangung gleichfalls veredelnd wirkte), sie trat erst ein mit und nach der Anpassung an die vegetabilische Ernährung.

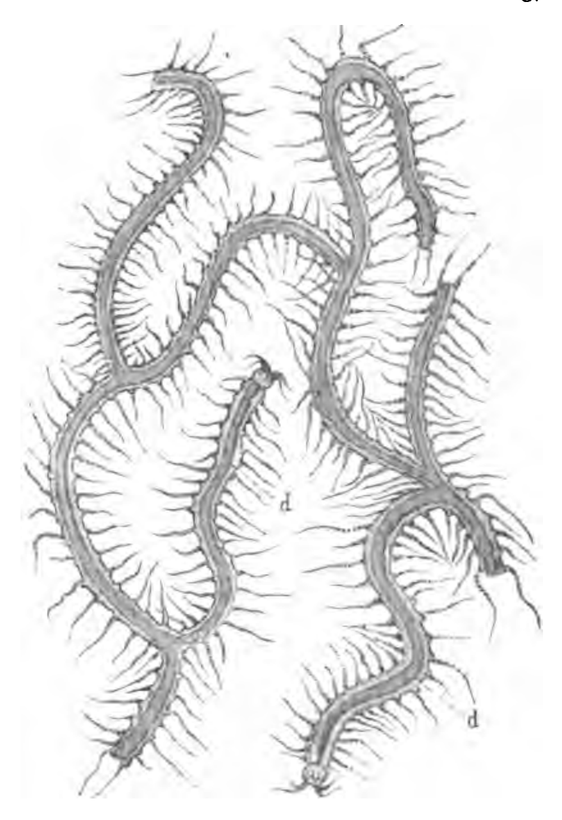


Fig. 254. Teil eines Stockes von *Syllis ramosa*. *d* Kopfenden. (Aus Korschelt-Heider.)

An die Stelle der Stockbildung aber tritt eine andere Gemeinde der Individuen, wo das eine von der Thätigkeit und dem Nahrungserwerb der übrigen Nutzen zieht, die Staatenbildung, bei der Allgegenwart von Termiten oder Ameisen kaum niedriger anzuschlagen, als die Korallenriffe an der Küste, oder die Pyrosomen u. dergl. im

freien Meere. Wie viel complicierter, wie unendlich edler aber mutet uns der unerschöpfliche Born biologischen Reichtums an, der aus einem Ameisenhaufen quillt, als alle Korallenstöcke trotz ihres feenhaften Farbenzaubers?

Hier eine *Psyche*, welche die größten Forscher zu der Anerkennung zwingt, das Ameisenhirn möge die bewundernswerteste Differenzierung protoplasmatischer Substanz bedeuten; dort eine, die noch tief in den Windeln liegt.

Der höchste seelische Spiegel ist wohl im Mienenspiel zu suchen, und dieses wieder vermag sich in vollendetster Form nur beim Nackten zu offenbaren. Vielleicht sind in dieser Hinsicht die Fürsten des Meeres, die Cephalopoden, kaum schlechter gestellt als der Mensch; bei beiden wirken Muskeln und Farbe zusammen, um zu erröten und den inneren seelischen Vorgängen integumentalen Ausdruck zu verleihen. Ja die weiche im Wasser gezüchtete Haut erlaubt dem *Octopus*, jede innere Erregung bis in die feinste Nuance hinein lebhaft sichtbar zu machen. Wer aber wollte deshalb den Menschen nicht über den Tintenfisch stellen? Und doch war es vielleicht auch nur der Einfluss der Luft in der Gezeitenzone, welche das Weichtier über Qualle und Strudelwurm erhob und die Grundlage legte, aus der sich das hochentwickelte Geschöpf herausbilden konnte.

Literaturverzeichnis.

Zu manchen Einzelangaben, die sich in irgend einem Werke oder einer Abhandlung zerstreut vorfinden, ist ein besonderes Citat weggelassen, da sonst ein allzu umfangreicher Catalog entstanden sein würde. Auch lag es in der Natur der Sache, dass bei häufig nur flüchtiger Berührung vieler Daten einfach auf die laufenden Literaturberichte zurückgegriffen wurde. Meist wird eines der gegebenen Citate genügen, um den Leser, der sich näher für eine einzelne Frage interessiert, auf die übrige, gewöhnlich umfangreiche Literatur hinzuleiten.

1. Axel Blytt. Kurze Übersicht meiner Hypothese von der geologischen Zeitrechnung. Naturwiss. Wochenschrift. 1890.
2. K. Brandt. Über die biologischen Untersuchungen der Plankton-Expedition. Naturw. Wochenschr. V ff.
   Heincke. Die Untersuchungen von Hensen über die Produktion des Meeres an belebter Substanz. Mitt. der Section für Küsten- und Hochseefischerei. 1889.
3. Marshall. Die Tiefsee und ihr Leben.
4. Berichte der Commission zur Untersuchung der deutschen Meere.
5. Möbius. Medusen werden durch Frost getötet. Zool. Anz. III. S. 67.
   —— Wassergehalt der Medusen. Ebenda V. S. 586.
6. Krukenberg. Über den Wassergehalt der Medusen. Ebenda III. 306.
7. Leunis-Franck. Synopsis der Botanik.
8. Häckel. Das Protistenreich.
9. Neumayr. Erdgeschichte; giebt Aufschluss über den modernen Standpunkt der geologischen Probleme.
10. Hörnes. Elemente der Paläontologie.
11. Credner. Geologie. 6. Aufl. wohl das bekannteste und bewährteste unter den neueren Lehrbüchern.
12. Die Angaben betreffs der alten Glacialperioden finden sich sehr zerstreut. Abgesehen von den erwähnten Handbüchern vergl. Wallace Island life.
    Waagen. Carbonische Eiszeit in Indien. Jhb. d. kk. geolog. Reichsanstalt. Wien 1888.
    Bücking. Referat im Humboldt VII. 9. Septbr. 88.
13. Kuntze. Das salzfreie Urmeer und seine Consequenzen für den Darwinismus. Kosmos IV. Nebst längerer sich anschließender Debatte ebenda. Neuerdings s. auch
    Zacharias. Über den Ursprung der Süßwasserwelt. In Huth's monatl. Mitteilungen aus dem Gesamtgebiete der Naturw. VI. Januar 1889.
14. Simroth. Azorenreise. Globus LII.
    —— Zur Kenntnis der Azorenfauna. Arch. f. Naturgesch. 1888.
15. Krümmel. In naturw. Wochenschrift. Oktober 1889.
16. Vergl. den Bericht von Richter. Algen auf den Haaren der Faultiere. Sitzgsber. d. naturf. Ges. Leipzig XV und XVI S. 23.
17. S. den Bericht von Richter. Anpassungserscheinungen bei Algen. Ebenda 1888 und 89.

18. Goebel. Pflanzenbiologische Schilderungen. Marburg 1889.
19. Kononczeck. Locale oder einseitige Hartschichtigkeit des Holzes.
20. F. Ludwig. Über eine der Schneckenbefruchtung angepasste Blüteneinrichtung. Kosmos XI.
21. Knuth. Überzug von Crambe maritima. Humbold 1889. I. (S. auch Brick. Baltische Strandpflanzenf.)
22. Schwendener. Sitzgsber. der Berl. Akad. d. Wiss. 1889.
23. Chun. Die pelagische Tierwelt in großen Meerestiefen. Gesellschaft deutscher Naturforscher und Ärzte. Verhandlungen 1890.
24. Solms-Laubach. Einleitung in die Paläophytologie.
Mittmann. Die Bakterien und die Art ihrer Untersuchung. Allgemein-verständliche naturw. Abhdlgen. 6.
25. Marshall. Spaziergänge eines Naturforschers.
26. Zittel-Schimper. Handbuch der Paläontologie.
27. Roux. Über *Mycelites ossifragus*. Anatom. Anz. I. 276—77 und Zeitschft. f. wiss. Zool. XLV. p. 227—254.
28. Treub. On the new Flora of Krakatao. Ann. and magaz. of nat. hist. II. 1889. u. a. a. O.
29. Schenck. Biologie der Wassergewächse. Bonn 1886.
30. Lang. Über den Einfluss der festsitzenden Lebensweise auf die Tiere und über den Ursprung der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch Teilung und Knospung.
31. K. Brandt. Über das Zusammenleben von Tieren und Algen. Sitzgsber. Ges. nat. Freunde Berlin 1881 No. 9 p. 140—146. Verhdlgen. physiol. Ges. Berlin 1881/82 No. 4/5 p. 22—26. Naturforscher 1882 No. 2. p. 15. 17.
Koloniebildende Radiolarien. Fauna und Flora des Golfes von Neapel etc. 1885.
32. Engelmann hat eine Reihe wichtiger Untersuchungen über die Beziehung der Pflanzenfarbstoffe zum Licht, über die Abhängigkeit der Bakterien vom Sauerstoff und verwandte Fragen angestellt. Die folgenden mögen genannt sein:
Farbe und Assimilation. Botan. Zeitung. XLI. Die Farben bunter Laubblätter und ihre Bedeutung für die Zerlegung der Kohlensäure im Lichte. Ebenda XLV. Die Purpurbakterien und ihre Beziehungen zum Licht. Ebenda.
33. Leuckart. Die Parasiten des Menschen. Ein Buch, in welchem auch die allgemeinen Fragen erörtert sind. Vergl. dessen entsprechende kleinere Broschüre.
34. Semper. Die natürlichen Existenzbedingungen der Tiere. Eins der wichtigsten Werke über Biologie.
35. Leunis-Ludwig. Synopsis des Tierreichs.
36. O. Schmidt-Lang. Handbuch der vergleichenden Anatomie. 9. Aufl. Darin, so weit erschienen, d. h. bis zu den Arthropoden einschließlich, gute Nachweise über die bezügliche neuere und neueste Literatur.
37. Hatschek. Lehrbuch der Zoologie.
38. Korschelt-Heider. Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte I.
39. Möbius. Die Bewegungen der fliegenden Fische durch die Luft. Ztschft. f. wiss. Zool. XXXIII Suppl.
40. Bütschli. Über den Bau der Bakterien und verwandter Organismen. Vortrag. 1890.
Dazu aber eine Menge Aufsätze in der periodischen naturwissenschaftlichen Literatur der letzten Jahre, Humboldt, naturwiss. Wochenschrift, biolog. Centralblatt etc., das Centralbl. f. Bakter. und Parasit. nicht zu vergessen.
41. Gruber. Abhandlungen über Infusorien. Ber. der Naturf. Ges. Freiburg.
Über den Wert der Specialisierung für die Erforschung und Auffassung der Natur. Ebenda IV.
42. Schewiakoff. Beiträge zur Kenntnis der holotrichen Ciliaten. Bibliotheca zool. 1889.
Karyokinetische Kernteilung der Euglypha alveolata. Morphol. Jahrbuch XIII.
43. Cunningham. Nach Will. Im Bericht über die wissenschaftlichen Leistungen in der Naturgesch. der niederen Tiere. Arch. für Naturgesch. 1890.



44. Moniez. Note sur le genre Gymnospora, type nouveau de Sporozoaire. Bull. Soc. Zool. France XI. Referat ebenda.
45. v. Graff. Monographie der Turbellarien. I Rhabdocoelida.
46. Ludwig. Über die Ordnung der Gastrotricha. Ztschft. für wiss. Zool. XXVI.
47. Zelinka. Die Gastrotrichen. Eine monographische Darstellung ihrer Anatomie, Biologie und Systematik. Ebenda XLIX.
48. Plate. Beiträge zur Naturgeschichte der Rotatorien. Jenaische Ztschft. f. Nat. XIX. 1—120.
49. Für die Krebse sind in erster Linie die Arbeiten von Claus maßgebend. Die Zusammenstellung der Resultate finden sich in seinen allbekannten Grundzügen der Zoologie.
50. Weissmann. Zur Naturgeschichte der Daphniden. Zeitschft. f. wiss. Zool. XXVII—XXVIII.
Über die Bildung von Wintereiern bei *Leptodora hyalina*. Eibildung. Abhängigkeit der Embryonalentwicklung vom Fruchtwasser der Mutter. Einfluss der Begattung auf die Erzeugung von Wintereiern. Samen und Begattung. Entstehung der cyclischen Fortpflanzung.
51. v. Schlechtendal. Über das Nestbauen von *Polydesmus complanatus*. Ztschft. f. Naturw. XVI. 1883. S. 223 ff.
52. Brehm. Tierleben. II. Auflage in 10 Bänden.
Für Mollusken kommen von größeren Werken hier hauptsächlich zwei in Betracht:
53. Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs.
54. Fischer. Manuel de Conchyliologie.
Als neueste allgemeine Werke über Insekten haben wohl zu gelten:
55. Graber. Die Insekten.
56. Kolbe. Einführung in die Kenntnis der Insekten.
Für die Fische sind besonders beachtenswert:
57. Heincke. Die Fische, in Martin's illustrierter Naturgeschichte des Tierreichs, und
58. Günther. Handbuch der Ichthyologie, deutsch von Hayek.
59. Kraepelin. Die deutschen Süßwasserbryozoen. Abhdlgn. aus d. Geb. der Nat. Hamburg. 10.
60. C. T. Hudson. Rotifera and their distribution. Nature. 7. März 1889. S. 437—441.
61. Zacharias. Können die Rotatorien und Tardigraden nach vollständiger Austrocknung wieder aufleben oder nicht? Biol. Centralblatt VI.
62. v. Hayek. Handbuch der Zoologie.
63. v. Martens. Die Weich- und Schaltiere.
64. Wiedersheim. Zur Biologie des *Protopterus*. Anat. Anz. II.
Parker. Anatomie und Physiologie des *Protopterus annectens*. Ber. der Naturf. Ges. Freiburg. IV.
65. Düsing. Die Regulierung des Geschlechtsverhältnisses bei der Vermehrung der Menschen, Tiere und Pflanzen. Jenaische Ztschft. f. Nat. XVIII. Dazu zahlreiche Referate und Discussionen.
66. Die neueste Arbeit über die Phagocyten ist wohl die von Looß. Über die Beteiligung der Leucocyten an dem Zerfall der Gewebe im Froschlarvenschwanze während der Reduktion desselben.
67. Chun. Pelagische Tierwelt in größeren Meerestiefen und ihre Beziehungen zur Oberflächenfauna. Biblioth. zool. 1888. Bericht über eine nach den canarischen Inseln ausgeführte Reise etc.
68. Keller. Reisebilder aus Ostafrika und Madagascar.
69. Semon. Die Entwickelung der *Synapta digitata* und die Stammesgeschichte der Echinodermen. Jenaische Ztschft. f. Naturw. XXII.
70. —— Die Homologien innerhalb des Echinodermenstammes. Morphol. Jahrb. XV.
71. M. Laurie. The Organ of Verrill in Loligo. Quart. Journ. Micr. Sc. XIX.
72. Boas. Zur Systematik und Biologie der Pteropoden. Zool. Jahrb. I. — Spolia atlantica.

73. Ratzel. Zoologische Briefe vom Mittelmeer.
74. Chun. Bau und Entwickelung der Siphonophoren. Sitzgsber. k. pr. Ac. Berlin 1886 und andere Arbeiten desselben.
75. Graber. Die äußeren mechanischen Werkzeuge der Tiere.
76. John. Über bohrende Seeigel.
77. Mc Intosh. Beiträge zur Anatomie von *Magelona*. Ztschft. f. wiss. Zool. XXXI.
78. Eisig. Monographie der Capitelliden des Golfes von Neapel. Flora und Fauna. Neapel. 1887.
79. Meyer und Möbius. Fauna der Kieler Bucht. I. Opisthobranchier. II. Prosobranchier und Muscheln.
80. Leidy. Remarks on the fauna of Beach Haven. N. J. Proc. Ac. nat. Sc. Philadelphia 1888 p. 329—33.
81. Reiniger der Meeresküsten. Humboldt 1889 I.
82. Jackson. The development of the oyster with remarks to allied genera. Proc. Boston Soc. nat. hist. XXIII. 1888.
83. Brock. Ein Fall von Abänderung des Instincts. Zool. Jahrb. II.
84. Perty. Seelenleben der Tiere.
85. Fritz Müller. Für Darwin. — *Palaemon Potiiuna*. Ein Beispiel abgekürzter Verwandlung. Zool. Anz. III.
86. Trouessart. Note sur les Acariens marins etc. Compt. rend. Ac. Sc. Paris CVII. p. 753 ff.
—— Sur les Acariens marins des côtes de France. Ibid. CVIII. 1178 ff.
Lohmann. Die Unterfamilie der Acaridae und die Meeresmilben der Ostsee. Zool. Jahrb. IV. p. 269—408.
87. Möbius. *Balistes aculeatus* ein trommelnder Fisch. Sitzgsber. Ac. Wiss. Berlin 1889.
88. Stuhlmann. Zur Kenntnis des Ovariums der Aalmutter. Abhdlgn. aus d. Geb. der Naturw. Hamburg X.
89. Haacke. Über Standortsvarietäten der südaustralischen *Littorina unifasciata*. Zool. Anz. VIII. S. 504 ff.
90. Clessin. Deutsche Excursionsmolluskenfauna. II. Aufl.
91. Stelbing. Amphipoden im Challenger-Werk.
92. Lacaze-Duthiers. Histoire de la Testacelle. Arch. de Zool. expér. et génér. 1887.
93. Pavesi. Intorno all' esistenza d'una fauna pelagica o d' alto lago anche in Italia. Bullet. Soc. entom. Ital. Anno IV. Altra serie di ricerche e studi sulla fauna pelagica dei laghi italiana. Atti Soc. Ven.-Trent. Sc. nat. VIII. u. a. m.
94. J. de Guerne. La Faune des eaux douces des Açores et le transport des animaux à grande distance pur l'intermédiaire des Oiseaux. Soc. Biol. 1887.
—— Excursions zoologiques dans les îles de Fayal et de San Miguel. Paris 1888.
—— et J. Richard. Sur la faune des eaux douces de Grönland. Compt. rend. Ac. Sc. Paris CVIII.
—— —— Note sur les Entomostracés d'eau douce . . . dans la province de Nordland, Norvège septentrionale. Bull. Soc. Zool. France. XIV.
—— —— Revision des Calanides d'eau douce. Mém. Soc. Zool. France II.
—— —— Distribution géographique des Calanides d'eau douce. Compt. rend. Sect. Zool. Assoc. franç. in Rev. biol. Nord de la France I.
95. Stuhlmann. Reise nach Ostafrika. Sitzgsber. der Berl. Ak. Wissensch. 6. Dezbr. 1888. 6. Juli 1889.
96. Imhof. Studien zur Kenntnis der pelagischen Fauna der Schweizer Seen. Zool. Anz. VI. S. 466.
Die pelagische Fauna und die Tiefseefauna der zwei Savoyerseen: Lac de Bourget und Lac d'Annecy. Ebenda. S. 655.
Weitere Mitteilung über die pelagische Fauna der Süßwasserbecken. Zool. Anz. VII. S. 321.

Imhof. Weitere Mitteilung über die pelagische und Tiefseefauna der Süßwasserbecken. Zool. Anz. VIII. S. 160.
—— Die Rotatorien als Mitglieder der pelagischen etc. Ebenda 322.
—— Notiz bezüglich der Verbreitung der Turbellarien in der Tiefseefauna der Süßwasserbecken. Ebenda 434.
—— Pelagische Tiere aus Süßwasserbecken in Elsass-Lothringen. Ebenda 720.
—— Neue Resultate über die etc. Fauna einiger im Flussgebiete des Po gelegenen Süßwasserbecken. Ebenda IX. I. 41.
—— Vorl. Notizen über die horizontale und verticale geographische Verbreitung der pelagischen Faunen, der Süßwasserbecken. Ebenda 335.
—— Über die mikroskopische Tierwelt hochalpiner Seen. Ebenda X. 13. 33.
—— Notizen über die pelagische Fauna der Süßwasserbecken. Ebenda 577. 604.
—— Ein neues Mitglied der Tiefseefauna der Süßwasserbecken. Ebenda XI. 48.
—— Fauna der Süßwasserbecken. Ebenda 166. 185.
—— Verteilung der pelagischen Fauna etc. Ebenda 284.
—— Calanidengenus *Heterocope*. Ebenda 447.
—— Beitrag zur Kenntnis der Süßwasserfauna der Vogesen. Ebenda 565.

97. Zacharias. Über einen *Monotus* des süßen Wassers. Zool. Anz. VII. 682.
—— Vorläufige Mitteilung über das Ergebnis einer faunistischen Excursion ins Iser-, Riesen- und Glatzer Gebirge. Zool. Anz. VIII. S. 575.
—— Zur Kenntnis der pelagischen Fauna norddeutscher Seen. Ebenda IX. S. 504.
—— Entomostrakenfauna holsteinischer und mecklenburgischer Seen. Ebenda X. 189.
—— Turbellarien in Hochseen. Ebenda XI. 704. Dazu Arbeiten in Zeitschr. für wiss. Zool., biolog. Centralbl., Huth's monatl. Mitteilungen etc. etc.

98. Marshall. Ein neues Süßwasser-Cölenterat von Nordamerika. Biol. Centralbl. VI. p. 8 ff.

99. Marshall. Über einige neue, von Herrn Pechuël-Lösche aus dem Congo gesammelte Kieselschwämme. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. XVI.

100. Schmankewitsch. Zur Kenntnis des Einflusses der äußeren Lebensbedingungen auf die Organisation der Tiere. Ztschft. f. wiss. Zool. XXIX u. a. a. O.

101. Sandberger. Die Land- und Süßwasserconchylien der Vorwelt.

102. Steinmann-Döderlein. Elemente der Paläontologie.

103. Pauly. Über die Wasseratmung der Limnäiden. München 1877.

104. Claus. Grundzüge der Zoologie. II. Aufl. 1872.

105. Forel. La pénétration de la lumière dans les lacs d'eau douce. Festschrift A. v. Kölliker. p. 147 ff.

106. Clessin. Molluskenfauna des Caspi-Sees. Zeitschr. für Malacozool.

107. Clessin. Cycladen. In Martini und Chemnitz. Systematisches Conchyliencabinet.

108. Weismann. Dauer des Lebens.

109. Carl Vogt. Die künstliche Fischzucht.

110. Darwin. Reise um die Erde.

111. Chun. Über die geographische Verbreitung der pelagisch lebenden Seetiere. Zool. Anzeiger 9.

112. Schäff. *Totanus calidris* mit Anodonten am Fuß. Monatsschrift des Vereins zum Schutze der Vogelwelt. 1887. S. 341.

113. Zacharias. Bericht im Biolog. Centralblatt IX. No. 4.

114. Nussbaum. Über die Lebenszähigkeit eingekapselter Organismen. Zool. Anz. X. S. 173.

115. Migula. Die Verbreitungsweise der Algen. Biol. Centralbl. VIII. S. 514 ff.

116. Nordquist. Die pelagische und Tiefsee-Fauna der größeren finnischen Seen. Zool. X. S. 359.

117. Vosseler. Die Copepodenfauna der Eifelmaare. Arch. für Naturgesch. LV.

118. Für die Oligochäten, zumal die einheimischen, steht Vejdovsky's Monographie in erster Linie.

119. v. Kennel. Biologische und faunistische Notizen aus Trinidad. Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg VI.
120. Mendthal. Untersuchungen über die Mollusken und Anneliden des Frischen Haffs. Schriften der physik.-öcon. Ges. in Königsberg. XXX. 1889.
121. Rudolf Credner. Über die Beweise für den marinen Ursprung der als Reliktenseen bezeichneten Binnengewässer. Petermann's Monatshefte.
122. Die wissenschaftlichen Ergebnisse der Vega-Expedition. Herausgeg. von A. Nordenskiöldt.
123. Joseph. Systematisches Verzeichnis der in den Tropfsteingrotten von Krain einheimischen Arthropoden nebst Diagnosen . . . Berl. entomol. Zeitschrift. 1882. XXVI. Dazu Aufsätze im Zool. Anz.
124. Die *Hydrobia* bei Halle (Teiche von Passendorf) wäre als *Bithynella Steini* zu bezeichnen, wiewohl die Synonymie von *Bithynella* und *Hydrobia* durchaus fraglich. S. Zeitschrift f. Nat. 1885. S. 91.
125. Auerbach. Zur Kenntnis der tierischen Zellen. Berliner Sitzgsber. XXX. 1890.
126. Heincke. Untersuchungen über die Stichlinge. Öfversigt af Kongl. Vetenskaps-Akademiens Förhandlingar. Stockholm 1889.
127. M. Braun. Faunistische Untersuchungen in der Bucht von Wismar. Archiv des Ver. der Freunde der Naturgesch. in Mecklenburg. XLII. 1889.
128. Eimer. Die Entstehung der Arten auf Grund von Vererben erworbener Eigenschaften nach den Gesetzen des organischen Wachsens.
129. Grassi e Rovelli. Intorno allo sviluppo dei Cestodi. Atti R. Accad. Lincei. Rendic. Vol. IV.
130. Errera. Warum haben die Elemente der lebenden Materie niedrige Atomgewichte? Biol. Centralbl. VII. S. 22 ff.
131. Amöbe in Kupfer. S. Will. Bericht über die wissenschaftl. Leistungen in der Naturgesch. der niederen Tiere. Arch. für Naturgesch. 1888.
132. Roth. Geologie.
133. Semon. Über den Zweck der Ausscheidung freier Schwefelsäure bei Meeresschnecken. Biol. Centralbl. IX.
134. Kükenthal. Forschungsreise in das europäische Eismeer. 1889.
135. Aufsatz von Davaine in Compt. rend. Ac. Sc. Paris. CVII. 10. IX. 1888.
136. Richet. Leben der Fische in verschiedenen Medien und Wirkung der Natronsalze.
137. Seitz. Das Fliegen der Fische. Zool. Jahrb. V. 1890.
138. Schierholz. Über Entwickelung der Unioniden. Denkschft. k. Acad. Wiss. Wien. LV.
139. Huxley. Grundzüge der Anatomie der wirbellosen Tiere.
140. Morelet. Histoire naturelle des Açores.
141. Westerlund. Faune malacologique extramarine de l'Europe arctique. Compt. rend. 1889. S. 1335.
142. von Martens. Reste einer früheren Meeresfauna in Süßwasserseen. Ref. Naturf. II. 1869.
—— On the occurence of marine animal forms in fresh water. Ann. nat. hist. 1858.
—— Einige Fische und Crustaceen der süßen Gewässer Italiens. Arch. Naturgesch. XXIII. 1857.
143. Leuckart. Ein Gutachten über die Verunreinigung von Fisch- etc. Wassern. Cassel. 1886.
144. Tessin. Über Eibildung und Entwicklung der Rotatorien. Zeitschrift f. wiss. Zool. XLIV.
145. Carl Sachs. Aus den Llanos. Schilderung einer naturwissenschaftlichen Reise nach Venezuela.
146. Sagemehl. Accessorisches Branchialorgan von *Citharinus*. Morphol. Jahrb. XII. 307—24. Taf. 18.
147. Hyrtl. Chanos. Denkschriften Ak. Wiss. Wien XXI.



Hyrtl. Heterotis. Ebenda VIII.

148. Göldi. Biologische Miscellen aus Brasilien. IV. Eigentümliche unterirdische Bauten einer brasilianischen *Polydesmus*-Art. Zool. Jahrb. I. 724 ff.

149. Simroth. Die Nacktschnecken der portugiesisch-azorischen Fauna. Nova Acta Leop. LVI.

150. Greeff. Studien über Rhizopoden. I. Land-Rhizopoden. II. Land-Infusorien. Sitzgsber. Ges. z. Beförd. der ges. Naturw. Marburg 1888 u. a. a. O.
Leidy. Freshwater Rhizopods of North America etc.

151. Maggi. Sur les protozoaires vivant sur les Mousses des plantes. Arch. Ital. Biol. X. 1888. 184—9.

152. O. vom Rath. Über die Fortpflanzung der Diplopoden. Ber. der nat. Ges. Freiburg. V.

153. Zelinka. Studien über Rädertiere. I. Über die Symbiose und Anatomie von Rotatorien aus dem Genus Callidina. Zeitschr. f. wiss. Zool. XLIV.

154. Boas. Kleinere carcinologische Mitteilungen. Zool. Jahrb. IV. 1889.

155. Ludwig. Kellerbakterien. Referat in Naturwiss. Wochenschrift. 19. Febr. 1889. No. 20.

156. Plate. Beiträge zur Naturgeschichte der Tardigraden. Zool. Jahrb. Anat. III. Scheintod der Bärtierchen. Humboldt II. 1889.

157. Stecker. *Gibbocellum*. Arch. f. Naturg. XLII. I. 1876.

158. Leach. Zoological Miscellaneous Vol. III. Dazu ein paar Notizen in Nature 1889.

159. Urech. Bestimmungen der successiven Gewichtsabnahme der Winterpuppe von *Pontia brassicae* und mechanisch-physiologische Beobachtungen darüber. Zool. Anz. XI. S. 205.

160. Hahn. Die geographische Verbreitung der coprophagen Lamellicornier.

161. Michaelsen. Synopsis der Enchytraeiden. Abhdlgn. aus d. Geb. der Naturw. Herausges. v. Naturw. Ver. Hamburg XI. Oligochäten des Naturhist. Museums Hamburg. Jahrb. Hamb. wiss. Anst. VI.

162. Simon. Voyage au Venezuela. Arachnides. Ann. Soc. entom. France. (6). Tom. 1. Trim. 5. 169 ff. u. a. a. O.

163. Löb. Der Heliotropismus der Tiere und seine Übereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen.

164. Karsch. Arachniden und Myriopoden Mikronesiens. Berl. Entomol. Zeitschrift. XXV.

165. Schimper. Die epiphytische Vegetation Amerikas. Möwes. Die epiphytische Pflanzenwelt der amerikanischen Tropenwälder. Humboldt VIII. 1889.

166. E. Taschenberg. Praktische Insektenkunde.

167. Schilde. Schach dem Darwinismus.

168. H. Müller. Alpenblumen. Ihre Befruchtung durch Insekten und ihre Anpassung an dieselben. 1881.

169. H. Jordan. Zum Vorkommen der Landschnecken. Biol. Centralbl. II. S. 208 ff. und Kosmos 1888.
—— Die Binnenmollusken der nördlich gemäßigten Länder von Europa und Asien und der arktischen Länder. Nova Acta Acad. Leop.-Carol. XLV.

170. R. Schneider. Der unterirdische *Gammarus* von Clausthal. Sitzgsber. k. pr. Acad. Wiss. Berlin. 1885. XLIX.

171. Kükenthal. Beiträge zur Fauna Spitzbergens. Unter Mitwirkung von v. Marenzeller, E. Meyer etc. Arch. f. Naturgesch. LV.

172. R. Schneider. Ablagerung von Eisenoxyd im Tierkörper. Humboldt 1889. Dazu die größeren Arbeiten in den Abhdlgn. der k. Acad. der Wiss. Berlin. Zuletzt:
Neue histologische Untersuchungen über die Eisenaufnahme in den Körper des Proteus. Sitzgsber. der k. pr. Acad. Wiss. Berlin. Juli 1890.

173. Ziegler. Die Entstehung des Blutes der Wirbeltiere. Ber. der naturf. Ges. Freiburg.

174. F. A. Forel. Über den Ursprung der verschiedenen Faunen unserer Süßwasserseen. Amtl. Ber. 50 Vers. Nat. u. Ärzte.
—— Faunistische Studien in den Süßwasserseen der Schweiz. Zeitschr. für wiss. Zool. XXX. Suppl.
—— Matériaux pour servir à l'étude de la faune profonde du Lac Léman. Bull. Soc. Vaud. Sc. nat . . . .
175. Kulagin. Zur Anatomie und Systematik der in Russland vorkommenden Fam. Lumbricidae. Zool. Anz. XI. S. 231 ff. 1888.
176. P. und F. Sarasin. Aus der Entwickelungsgeschichte des ceylonesischen Helix Waltoni Reeve. Zool. Anz. X. 599 ff.
177. Thiele. Sinnesorgane der Seitenlinie und Nervensystem der Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. XLIX. 1889.
178. Asper. Beiträge zur Kenntnis der Tiefseefauna der Schweizerseen. Zool. Anz. III. S. 130 und 120.
—— und Heuscher. Neue Zusammensetzung der pelagischen Organismenwelt. Ibid. IX. S. 448.
179. Rauber. Über die Doppelmonstra der Fische. Sitzgsber. naturf. Ges. Leipzig. 1879. u. a. a. O.
180. Zweischwänzige Regenwürmer. S. Ber. über die wissenschaftl. Leistungen in der Naturgesch. der niederen Tiere. Arch. f. Naturgesch. 1888.
181. Boas. Studien über die Verwandtschaftsbeziehungen der Malakostraken. Morph. Jahrb. VIII. 485 ff.
182. v. Graff. Report on the Myzostomida . . . Challenger-Werk.
—— Über einige Deformitäten an fossilen Crinoideen. Paläontographica. XXXI. 1885.
183. Henderson. Report on the Anomura etc. Rep. scientif. Res. Challenger. Zool. XVII.
184. Carl Vogt. Darwinistische Ketzereien. Westermann's Monatshefte.
185. Engelmann. Über den faserigen Bau der contractilen Substanzen, mit bebesonderer Berücksichtigung der glatten und doppelt schräg gestreiften Muskelfasern. Bonn 1881.
186. Leydig. Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere.
—— Zelle und Gewebe etc.
Fol. Sur la répartition du tissu musculaire strié chez divers invertébrés. Compt. rend. Ac. sc. Paris T. 106. No. 16. p. 1178——1180. u. a. a. O.
187. Marshall. Vorträge. Leben und Treiben der Ameisen.
—— Die Papageien.
188. Leuckart. Der Bau der Insekten in seinen Beziehungen zu den Leistungen und Lebensverhältnissen dieser Tiere. Arch. f. Naturgesch. XVII. 1851. S. 1—25.
189. Leydig. Tafeln zur vergleichenden Anatomie.
190. Weissenborn. Beiträge zur Phylogenie der Arachniden. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. XX.
191. Brieger. Spinnengift. Humboldt VII. 1888.
Kobert. Über die giftigen Spinnen Russlands. Dorpat. Naturf. Ges. und Biolog. Centralbl. VIII.
—— Über Spinnengift. Zeitschr. f. Naturw. LXI. S. 441 ff.
192. Beecher. Note on the fossil Spider *Arthrolycosa antiqua* Harger. Amer. Journ. Science (Silliman). XXXVIII.
193. Haller. Die Mundteile und systematische Stellung der Milben. Zool. Anz. IV. S. 380 ff. u. a. a. O.
194. Claparède. Studien an Acariden. Zeitschr. f. wiss. Zool. XVIII. S. 445—546.
195. Dohrn. Die Pantopoden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Fauna und Flora des Golfes . . . 1881.
196. Hartog. Anatomie von *Cyclops*. Trans. Linn. Soc. 1888. S. 1—46. 4 Tfln.
197. Häckel. Natürliche Schöpfungsgeschichte.
198. R. von Schaub. Über marine Hydrachniden . . . . . Sitzgsber. k. Akad. Wiss. Wien. XCVIII.



R. von Schaub. Über die Anatomie von *Hydrodroma*. Ein Beitrag zur Kenntnis der Hydrachniden. Ebenda XCVII.

199. E. Haase. Bewegung von *Peripatus*. Sitzgsber. Ges. naturf. Fr. Berlin 1889.
200. Malcolm Laurie. The Embryology of a Scorpion (*Euscorpius italicus*). Quart. Journ. of Microsc. Science. XXXI. 1890.
201. Lubbock. Monograph of the Collembola and Thysanura. London 1873.
202. Battista Grassi. I progenitori dei miriapodi e degli insetti. Memoria VII. R. Accad. dei Lincei. Roma 1888.
203. E. Haase. Über Verwandtschaftsbeziehungen der Myriopoden. Tagebl. 59. Vers. deutsch. Naturf. S. 303. u. a. a. O.
204. Heathcote. On some points of the anatomy of *Polyxenus lagurus*. Quart. Journ. Microsc. Soc. Vol. 30. p. 97—106.
205. vom Rath. Beiträge zur Kenntnis der Chilognathen.
206. Oudemans. Beiträge zur Kenntnis der Thysanura und Collembola. Berlin 1888.
—— Über die Abdominalanhänge einer Lepismide (*Thermophila furnorum* Rovelli) Zool. Anz. XII. S. 353.
207. Graber. Über die Polypodie der Insektenembryonen. Morphol. Jahrb. XIII.
—— Über den Bau und die phylogenetische Bedeutung der embryonalen Bauchanhänge der Insekten. Biol. Centralbl. 1889.
208. K. Heider. Über die Anlage der Keimblätter von *Hydrophilus piceus*. Abhdlgn. pr. Ac. Berlin 1885/86.
—— Embryonalentwicklung von *Hydrophilus piceus*. Jena 1889.
209. Ayers. On the development of *Oecanthus niveus* and its parasite, Teleas. Mem. Boston Soc. Nat. hist. III.
Rathke. Entwicklungsgeschichte der Maulwurfsgrille. Arch. f. Anat. und Phys. 1844.
Metschnikoff. Embryologische Studien an Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. XVI.
210. Patten. The development of Phryganids, with a preliminary note on the development of *Blatta germanica*. Quart. Journ. Micr. Sc. XXIV. 1884.
211. E. Haase. Über Abdominalanhänge bei Hexapoden. Sitzgsber. Ges. naturf. Freunde. Berlin 1889.
—— Über die Zusammensetzung des Körpers der Schaben. Ebenda 1889.
212. Nusbaum. Rückenbildung bei Insektenembryonen. Biol. Centralblatt 1889.
213. Emery. Ontogenie der Insekten. I. Polypodie bei Insektenembryonen. III. Vergl. Studien über die Keimhüllen. Biol. Centralbl. IX.
214. Cholodkowsky. Entwicklung von *Blatta germanica*. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1889.
215. Weltner. Zur pelagischen Fauna norddeutscher Seen. Zool. Anz. IX. S. 632.
216. Al. Brandt. Von den armenischen Alpenseen. Zool. Anz. II. S. 522.
217. Darwin. Origin of species.
218. Brauer. Systematisch-zoologische Studien. Sitzgsber. math.-naturw. Kl. k. Akad. Wien XCI. I. 1885.
219. Poppe. Notizen zur Fauna der Süßwasserbecken des nordwestlichen Deutschland etc. . . Abhdlgn., herausgeg. vom naturw. Ver. Bremen X. S. 517 ff.
220. Brauer. Betrachtungen über die Verwandlung der Insekten im Sinne der Descendenztheorie. Verhdlgn. kk. zool. bot. Ges. Wien 1869.
221. Lubbock. Ursprung und Metamorphose der Insekten.
222. —— On two aquatic Hymenoptera, one of which uses its wings in Swimming. Trans. Linn. Soc. XXIV.
223. Vosseler. Die freilebenden Copepoden Württembergs und angrenzender Gegenden. Jahresber. des Ver. f. vaterl. Naturk. Würt. XLII. S. 167 ff. u. a. a. O.
224. Plateau. Recherches expérimentales sur la vision chez les Arthropodes.
Tiebe. Die vergleichenden Versuche Plateau's über das Sehvermögen von Insekten und Wirbeltieren. Biol. Centralbl. VIII.
225. E. Haase. Holopneustie bei Käfern. Biol. Centralbl. V. S. 30 ff.

226. Brauer. Beschreibung der Verwandlungsgeschichte der *Mantispa styriaca* Poda und Betrachtungen über die sogenannte Hypermetamorphose Fabre's. Verh. d. zool. bot. Ges. Wien XIX. 1869. S. 831—840.
227. Zschokke. Beitrag zur Kenntnis der Fauna von Gebirgsseen. Zool. Anz. XIII. S. 37 ff.
228. Suter-Naef. Notizen über die Tiefsee-Molluskenfauna einiger schweizerischer Seen. Zool. Anz. III. S. 207.
229. Fritz Müller. Larven von Mücken und Haarflüglern mit zweierlei abwechselnd thätigen Atemwerkzeugen. Entomol. Nachr. XIV. S. 259—261.
In Bertkau's Ber. über die wissensch. Leistungen im Gebiete der Entomologie während 1888. Arch. f. Naturgesch.
230. Fritze. Über den Darmkanal der Ephemeriden. Ber. der Naturf. Ges. Freiburg. IV.
231. Gruber. Eine Bemerkung über den Flug mancher Insekten. Humboldt VIII. 1889.
232. v. Jhering. Vergl. Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken.
233. Simroth. Beiträge zur Kenntnis der Nacktschnecken. Nova acta Leop. LIV.
234. —— Einige Bemerkungen über die Neurobranchier, insbesondere *Pomatias tesselatus*. Zool. Anz. VIII. S. 16 ff.
235. Leydig. Die Hautdecke und Schale der Gastropoden . . . Arch. f. Naturgesch. 1876.
236. Semper. Reisen im Archipel der Philippinen. Landschnecken. Rückenaugen von *Onchidium*.
237. Nalepa. Die Intercellularräume des Epithels und ihre physiologische Bedeutung bei den Pulmonaten.
238. Schiemenz. Über die Wasseraufnahme bei Lamellibranchiaten und Gastropoden. Mitteilungen zool. Station Neapel V. u. a. a. O. Dazu Fleischmann etc.
239. Hartwig. Lange Lethargie bei Schnecken. Zool. Garten. 1889.
240. v. Jhering. Zur Morphologie der Niere der sogen. Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXIX.
—— Über den uropneustischen Apparat der Heliceen. Dazu Ref. im Kosmos von Breitenbach.
241. Behme. Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Harnapparates der Lungenschnecken. Arch. f. Naturgesch. 1889.
242. Bütschli. Bemerkungen über die wahrscheinliche Herleitung der Asymmetrie der Gastropoden, spec. der Asymmetrie im Nervensystem der Prosobranchiaten. Morphol. Jahrb. XII.
243. Simroth. Anatomie der *Parmacella Olivieri*. Jahrb. d. d. malac. Ges. X.
244. —— Thätigkeit der willkürlichen Muskulatur unserer Landschnecken. Zeitsch. f. wiss. Zool. XXX. Suppl.
Bewegung unserer Landschnecken, hauptsächlich erörtert an der Sohle der *Limax cinereoniger*. Ibid. XXXVII.
—— Bewegung und Bewegungsorgan des *Cyclostoma elegans* und der einheimischen Schnecken überhaupt. Ibid. XXXVI.
245. Graber. Die äußeren mechanischen Werkzeuge der Tiere.
246. Simroth. Über einige Vaginuliden. Zool. Jahrb. Bd. V. Einige verwandte Aufsätze in den Sitzgsber. nat. Ges. Leipzig 1891.
247. Lehmann. Die lebenden Schnecken und Muscheln der Umgegend Stettins und in Pommern etc.
Buchner. Beiträge zur Kenntnis des Baues der einheimischen Planorbiden. Stuttgart 1890.
248. Götte. Entwickelung des Flussneunauges (*Petromyzon fluviatilis*).
249. Dubois-Reymond. Darmmuskulatur von *Tinca*. Physiol. Ges. Berlin.
250. Traquair. Structure and Classification of the Asterolepidae. Proceedings of the R. Physic. Soc. Edinburg. Session CXVIII. 1888/89.



251. Cope. Position of *Pterichthys*. — Interesting connecting Genus of Chordata. Amer. Nat. Vol. XIX. 1885. S. 289—94. und Vol. XX 1886. S. 1027—31.
252. Eisig. Über das Vorkommen eines schwimmblasenähnlichen Organes bei Anneliden. Mitt. aus der zool. Station Neapel. II.
253. Wiedersheim. Vergl. Anatomie der Wirbeltiere.
254. Deep-sea Trawling off the S. W. Coast of Ireland. Ann. and Mag. of nat. history. VI. Ser. Vol. 4. No. 24. (24. XII. 89). Fische von Günther.
255. H. Credner. Die Stegocephalen aus dem Rotliegenden des Plauenschen Grundes bei Dresden. I. *Branchiosaurus gracilis*. II. und VI. *Br. amblystomus*. III. *Pelosaurus. Archegosaurus*. IV. und V. *Acanthostoma. Melanerpeton. Discosaurus. Sparagmites. Hylonomus*. VII. *Palaeohatteria*. — Zeitsch. d. geol. Ges. 1881—1888.
256. Sarasin. Über den Tentakel von *Ichthyophis glutinosa*. Sitzgsber. Ges. naturf. Fr. Berlin 1889.
257. P. und Fr. Sarasin. Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon etc. II. 3. Zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der ceylonesischen Blindwühle . . .
258. Zahlenwerte zum Oecus des Frosches von Gaule. II. Gürber. Gesamtzahl der Blutkörperchen. Arch. für Anat. und Physiol. — Physiol. Abt. 1889.
259. Posner. Schleimhautverhornungen. Physiol. Ges. Berlin.
260. Kehrer. Ber. der Naturf. Ges. Freiburg I.
261. Boulenger. Brutpflege. Proc. zool. soc. London 1888.
262. Zeller. Über die Befruchtung bei den Urodelen. Zeitschr. f. wiss. Zool. XLIX. 1890.
263. Boas. Lehrbuch der Zoologie.
264. Dohrn. Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers I—XIV. Mitt. Zool. Station Neapel.
265. H. Simon und Susanna Phelps Gage. Wasseratmung bei weichschaligen Schildkröten, ein Beitrag etc. Americ. Naturalist XX. und Biol. Centralbl. VI. 213.
266. O. Böttger. Ein Kapitel über die Einwirkung von Klima und Boden auf die Tierwelt. Zool. Garten.
—— Die Reptilien und Batrachier Transkaspiens. Zool. Jahrb. III.
267. E. Fraas. Über die Finne von *Ichthyosaurus*. Jahresh. Ver. vaterl. Naturk. Württemberg. XLIX. 280 ff.
268. G. Baur. Bemerkungen über *Sauropterygia* und *Ichthyopterygia*. Zool. Anz. X. 245 ff.
269. Fraisse. Die Regeneration von Geweben und Organen bei den Wirbeltieren, besonders Amphibien und Reptilien.
270. Autotomie bei Tieren. Ref. von Marshall. Sitzgsber. naturf. Ges. Leipzig 1890.
271. Haacke. Über die Entstehung der Säugetiere. Biolog. Centralbl. VII. 8 ff.
272. —— Meine Entdeckung des Eierlegens der *Echidna hystrix*. Zool. Anz. VII. S. 642.
—— Eierlegende Säugetiere. Humboldt VI. u. a. O.
273. Haacke. Der Nordpol als Schöpfungscentrum der Landfauna. Biolog. Centralbl. VI.
274. Wallace. Island life.
275. Wallace. Die geographische Verbreitung der Tiere. Nebst einer Studie über die Verwandtschaften der lebenden und ausgestorbenen Faunen etc. 1876.
276. Bergmann und Leuckart. Anatomisch-physiologische Übersicht des Tierreichs.
277. Pinkert. Begattung, Geburt und Lebensweise des Känguruhs. Sitzgsber. naturf. Ges. Leipzig 1890.
278. Thomas. On the dentition of *Ornithorhynchus paradoxus*. Proc. Roy. Soc. London XLVI.
Dazu Discussion in Nature. Naturw. Wochenschrift etc.
279. Fleischmann. Die Stammesverwandtschaft der Nager (*Rodentia*) mit den Beuteltieren (*Marsupialia*). Sitzgsber. Pr. Ac. Wiss. zu Berlin 1890.

280. Rodler. Verbreitung und Geschichte der Seesäugetiere. Schriften des Ver. f. Verbreit. naturw. Kenntnisse. Wien XXVIII. Auch im Zoologist.
281. Zietz. Kurze Mitteilung über ein neues Säugetier aus Australien. Zool. Anz. XI. S. 647.
282. Döderlein. Phylogenetische Betrachtungen. Biolog. Centralbl. VII.
283. Hans Meyer's Berichte über die Kilimandscharobesteigung in verschiedenen geogr. Zeitschriften und der Tagesliteratur.
284. Imhof. Notiz über die mikroskopische Tierwelt. Zool. Anz. XI. S. 39.
285. Pr. Hutchinson. The Manatee at the zoological gardens. Zoologist. XIII. S. 299 ff.
286. Wrzésniowski. Über drei unterirdische Amphipoden. Biolog. Centralbl. X. 1890.
287. Kükenthal. Vergleichend anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Waltieren.
288. Cholodkovsky. Zur Morphologie der Insektenflügel. Zool. Anz. IX. S. 615 ff.
289. Gaudry. Die Vorfahren der Säugetiere in Europa. 1891.
290. Nelson M. Richardson. Monströser Schmetterling. Entomologists Monthly Mag. 1889.
291. O. Böttger. Neues über die Gattung *Daudebardia*. Jahresb. d. d. malac. Ges. VIII. S. 276 und 277.
292. Beddard's Arbeiten über Regenwürmer in Quarterly Journ. Micr. Soc. XXVIII. XXIX. XXX. etc.
293. Wiedersheim. Kopfdrüsen der Batrachier. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXVII.
294. F. E. Schulze. Über die becherförmigen Organe der Fische. Zeitschr. f. wiss. Zool. XII.
295. Leydig. Über die Haut einiger Süßwasserfische. Ebenda III. Dazu seine Arbeiten über die Organe eines sechsten Sinnes.
296. P. u. F. Sarasin. Einige Punkte aus der Entwicklungsgeschichte von *Ichthyophis glutinosa*. Zool. Anz. X. S. 194 ff.
297. Reuter. Über den Basalfleck auf den Palpen der Schmetterlinge. Zool. Anz. XI. S. 500.
298. Gaudry. Dimensionen fossiler Mammalien. Compt. rend. CVII. Juli 1888.
299. Sardemann. Zur Anatomie der Thränendrüse. Vorl. Mitt. Zool. Anz. VII. S. 569 ff.
300. Graber. Vergleichende Studien über die Keimhüllen und die Rückenbildung der Insekten. Denkschr. k. Akad. Wiss. Wien LV. II. S. 109—162.
301. Emery. Neuere Arbeiten über die Ontogenie der Insekten. Biol. Centralbl. IX.
302. Raphael Dubois. Sur le mécanisme des fonctions photodermatique et photogénique chez le siphon du *Pholas dactylus*. Compt. rend. Ac. Sc. Paris CIX. 283 ff.
—— —— Sur l'action des agents modificateurs de la contraction photodermatique chez le *Pholas dactylus*. ibid. 920 ff.
303. Humboldt April 1890. Kurzes Referat über Engelmann's und Hamburger's, eines Schülers von ihm, fortgesetzte Arbeiten u. a. a. O.
304. Exner. Das Netzhautbild des Insektenauges. Anz. kk. Ac. Wiss. Wien 1889. Durch Licht bedingte Verschiebung des Pigments im Insektenauge etc. Ebenda S. 93. und Sitzgsber. d. k. Ac. Wiss. Wien 1889.
305. P. Hesse. Über einige Reptilien des unteren Congogebietes. Zool. Garten XXX. S. 257 ff.
306. Dreyer. Die Theorie der Biokrystallisation etc. Jena 1890.
v. Ebner. Über den feineren Bau der Skeletteile der Kalkschwämme nebst Bemerkungen über Kalkskelette überhaupt. Wiener Sitzgsber. XCV. 1887.
307. v. Fischer. Ein körnerfressendes Reptil. Zool. Anz. XI. S. 115.
Ferner Zool. Garten XXVI. 269. XXVII. 146. XXVIII 235 ff.
308. Moritz Wagner. Die Entstehung der Arten durch räumliche Sonderung.
309. Henking. Biologische Beobachtungen an Phalangiden. Zool. Jahrb. III. System. 319 ff.



Referat v. Giesbrecht und Mayer im Zool. Jahresber. 1888.

310. Rauber. Über Ozeanversuche an Embryonen und Erwachsenen. Sitzgsber. naturf. Ges. Leipzig X. 1883.

311. Eduard Meyer. Die Abstammung der Anneliden. Der Ursprung der Metamerie und die Bedeutung des Mesoderms. Biol. Centralbl. X.

312. v. Graff. *Enantia spinifera*, der Repräsentant einer neuen Polycladen-Familie. Graz 1889.

313. v. Planta-Reichenau. Futtersaft der Bienen. Zeitschr. phys. Chemie XII. 327. — Arch. zool. expér. VI. u. a. a. O.

314. Berge. Schmetterlingsbuch.

315. Ritzema Bos. Futteränderung bei Insekten. Biol. Centralbl. VII. S. 321.

316. Standen. Notes on the occurence of *Acme lineata* in Lancashire and Cheshire. Journ. of Conchology. 1890. S. 161.

317. Pollonera. Intorno ad alcuni Limacidi europei poco noti. Bolletino Mus. Zool. d. Anat. compar. Torino 1887.

318. Brockmeier. *Helix fruticum* als Raubschnecke. Humboldt 1890.

319. Ludwig. Beziehungen von Schnecken und Pflanzen. Sitzgsber. Ges. naturf. Fr. Berlin 1889.

320. Stahl. Pflanzen und Schnecken. Eine biologische Studie über die Schutzmittel der Pflanzen gegen Schneckenfraß.

321. v. Martens. Nadelholzconchylien. Sitzgsber. Ges. naturf. Freunde. Berlin 1888.

322. Reichenau. Die Begrenzung zoogeographischer Regionen vom ornithologischen Standpunkt. Zool. Jahrb. III.

323. Pringsheim. Über die Entstehung der Kalkincrustationen an Süßwasserpflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. XIX. Dazu Ref. im Biol. Centralbl.

324. Karl Müller. Merkwürdige Erscheinung. Monatsschr. d. d. Ver. z. Schutze der Vogelwelt 1886. S. 215.
Inzwischen verschiedene Bestätigungen.

325. Giebel. Naturgesch. des Tierreichs.

326. Steiner. Funktionen des Centralnervensystems der wirbellosen Tiere. Sitzgsber. k. pr. Akad. Wiss. Berl. 1890.

327. Bütschli. Kleine Beiträge zur Kenntnis der Gregarinen. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXXV.

328. Mitrophanow. Über die erste Anlage des Gehörorgans bei niederen Wirbeltieren. Ref. Biol. Centralbl. X.

329. H. Ludwig. *Ophiopteron elegans*, eine neue, wahrscheinlich schwimmende Ophiuridenform. Zeitschr. f. wiss. Zool. XLVII.

330. Neue Landplanarie. S. Referat in Humboldt. April 1890.

331. Benham. An attempt to classify earthsworms. Quarterly Journ. of the Micr. Soc. XXXI. 1890.

332. Ussow. Eine neue Form von Süßwasser-Cölenteraten. Morphol. Jahrb. XII.

333. Fickert. Über das Zusammenvorkommen von *Apus* und *Branchipus*. Naturforscher XX. S. 5 und 6.

334. Dahl. Über die Hörhaare bei den Arachnoideen. Zool. Anz. VI.

335. Schär. Über die Verbreitung chemischer Verbindungen in der Pflanzenwelt. Vierteljahrsschrift d. naturf. Ges. in Zürich 1888.

336. Göldi. Fressen die Phyllostoma-Arten (Vampire) Früchte oder nicht? — Zool. Garten. 28. S. 163—172.

337. Ives Delage. Sur une fonction nouvelle des otocystes chez les Invertébrés. Compt. rend. Ac. Sc. Paris 103. No. 18.
—— Sur une fonction nouvelle des otocystes comme organes d'orientation locomotrice. Arch. Zool. expérim. V. 1887.
—— Sur la fonction des canaux demi-circulaires de l'oreille interne. Compt. rend. Ac. Sc. Paris 103. No. 17.

338. Engelmann. Über die Funktion der Otolithen. Zool. Anz. 10. S. 439 ff. und neuere Aufsätze.



339. Caldwell. The Embryology of Monotremata and Marsupialia. Proc. of the R. Soc. XLII. London 1887; und
Schäff. Ber. über die Leistungen in der Naturgesch. der Säugetiere 1887. Arch. f. Naturgesch. LIV. 1888.
340. C. F. Marshall. Observations on the Structure and Distribution of striped and unstriped Muscle in the animal kingdom, and a theory of muscular contraction. Quart. Journ. Micr. Sc. new Ser. XXVIII.
341. V. Graber. Fundamentalversuche über die Helligkeits- und Farbenempfindlichkeit augenloser und geblendeter Tiere. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien 1887 u. a. a. O.
342. Weißmann. Schmuckfarben der Daphnoiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXXIII. Supplem.
343. Ref. im Humboldt 1889. VII. über Breuer's Arbeit an dem Gehörorgane der Tauben.
344. Leuckart. Über die Entwickelung der *Sphaerularia bombi*. Biol. Centralbl. 6. S. 282 u. a. a. O.
345. Erich Haase. Bemerkungen zur Paläontologie der Insekten. Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontol. 1890. II. Bd. 1—33.
346. E. Schmidt. Über Atmung der Larven und Puppen von *Donacia crassipes*. Berlin. Entom. Zeitschr. 31. Bd. S. 325—334.
347. Lubbock. On two aquatic Hymenoptera, one of which uses its wings in swimming. Trans. Linn. Soc. Vol. XXIV. S. 135—142.
348. Bürger. Untersuchungen über die Anatomie und Histologie der Nemertinen nebst Beiträgen zur Systematik. Zeitschr. für wiss. Zool. L. 1890.
349. H. de Varigny. Einfluss des Mediums auf wirbellose Tiere. Ber. im Biolog. Centralbl. VII. (aus Soc. de Biol.)
350. Ambronn. Cellulose-Reaction bei Arthropoden und Mollusken. Mitteilungen der zool. Station zu Neapel. Vergl. Referat in naturwissenschaftl. Wochenschrift. V. Juli 1890.
351. Loman. In Tijdschr. Nederl. Dierk. Vereen. (2). D. 1. Afl. 3/4. p. 106—108.
352. Hensen. Über Sehpurpur bei Mollusken. Zool. Anz. I. S. 30.
353. Neue Fundorte für *Leptodora hyalina*. Humboldt IX. Mai 1890. S. 175.
354. Max Schlosser. Die Differenzierung des Säugetiergebisses. Biol. Centralbl. X. 1890. S. 238 ff.
355. v. Lendenfeld. Experimentelle Untersuchungen über die Physiologie der Spongien. Zeitschr. f. wiss. Zool. XLVIII. Auch Humboldt 1890.
356. Neumayr. Über die Herkunft der Unioniden. Anzeig. kk. Akad. Wiss. Wien 1889.
357. Könike. Eine Hydrachnide in schwachsalzigem Wasser. Abhdlgn. naturw. Ver. Bremen X. S. 273 ff.
358. Meissen. Einiges über Schützenfische. Humboldt VIII.
359. Braun. Der Parasitismus unserer Süßwassermuscheln. Humboldt VIII. S. 183 ff.
360. v. Schlechtendal. Über das Vorkommen phytophager Schlupfwespen. Zeitschrift f. Naturw. LXI. S. 415 ff.
361. Wheeler. Über drüsenartige Gebilde im ersten Abdominalsegmente der Hemipterenembryonen. Zool. Anz. XII. 500 ff.
362. Haase. Über Darmspülung bei Tagfaltern. Sitzgsber. Ges. Natur. Fr. Berlin 1889. 62 f.
363. —— Zur Anatomie und Morphologie der Dufteinrichtungen bei Schmetterlingen. Tagebl. 61. Vers. d. Naturf. S. 49.
—— Dufteinrichtungen indischer Schmetterlinge. Zool. Anz. XI. 475 ff.
364. —— Zur Anatomie der Blattiden. Zool. Anz. S. 169 ff.
365. —— Eine Blausäure producierende Myriopoden-Art, *Paradesmus gracilis*. Sitzgsb. Ges. naturf. Fr. Berlin 1889. S. 97.
366. Hartwig. Fleischfressende Ziegen. Zool. Garten XXIX. 231.
367. Mivart. On the possibly dual origin of the Mammalia. Abstr. Amer. monthly micr. Journal IX. 144.



368. Graber. Über die primäre Segmentierung des Keimstreifs bei den Insekten. Morph. Jahrb. XIV.
369. Weltner. Über das Vorkommen von *Bythotrephes longimanus* und *Dendrocoelum punctatum* im Werbellinsee bei Berlin. Sitzgsber. Ges. naturf. Fr. Berlin 1888. S. 71 ff.
370. Zacharias. Landplanarien auf Pilzen. Biol. Centralbl. VIII. 542.
371. Jurinec. Beitrag zur Fauna des Karstes und seiner unterirdischen Höhlen. Jena 1888.
372. Eimer. Verwandtschaftsbeziehungen der Raubsäugetiere. Humboldt IX.
373. Margh. Traube-Mengarini. Recherches sur les gaz contenus dans la vessie natatoire des poissons. Arch. ital. biol. VII. S. 151 ff.
374. Jourdain. Sur l'anguille. Compt. rend. Ac. Sc. Paris CIX. S. 200 ff.
375. Seitz. Zur Lebensgeschichte der Faultiere. Zool. Garten XXX. 271 ff.
376. Herb. Fowler. Notes on the hybroid phase of *Limnocodium Sowerbyi*. Quarterly Journ. Micr. Sc. XXX. 507 ff.
377. Theodor. Hirn von *Phoca vitulina*. Ber. d. natf. Ges. Freiburg III. 1888.
378. Rzehak. Pleistocäne Conchylien in Mähren. Verb. naturf. Ges. Brünn 1887.
379. Wheeler. Über drüsenartige Gebilde im ersten Abdominalsegment der Hemipterenembryonen.
380. E. Haase. Über die Stinkdrüsen der Orthopteren. Sitzgsber. Ges. naturf. Fr. Berlin 1889. 57 und 58.
381. Bunge. Lehrbuch der physiologischen und pathologischen Chemie.
382. Munn. Chromatology of Blood of some Invertebrates. Quart. Journ. Micr. Sc. October 1885.
383. George Sweet. On the discovery of fossil fish in the old red Sandstone of the Mansfield district. Proc. of the R. Soc. of Victoria 1890.
384. E. Haase. Die Abdominalanhänge der Insekten mit Berücksichtigung der Myriopoden. Morph. Jahrb. XV. 331—135.
385. Weinland. Über die Schwinger der Dipteren. Zeitschrift f. wiss. Zool. LI.
386. Joyeux-Laffuie. Organisation et Développement de l'Oncidie . . . Arch. Zool. exp. et génér. X. 1882.
387. Heilprin. Vitality of Mollusca. Proceed. ac. nat. sc. Philadelphia 1886. S. 280.
388. Walther Moore Coleman. Über die Muskelbewegung. Berlin 1890.
389. William Patten. On the Origin of Vertebrates from Arachnids. Quart. Journ. Micr. Sc. XXXI. August 1890.
390. Gaskell. On the Origin of Vertebrates from a Crustaceanlike Ancestor. Ebenda.
391. Credner. Die Urvierfüßler (*Eotetrapoda*) des sächsischen Rotliegenden. Naturw. Wochenschrift 1890. No. 48—51.
392. Kochs. Über eine wichtige Veränderung der Körperbeschaffenheit, welche der Mensch und die Säugetiere der gemäßigten Zonen im heißen Klima erleiden. Biol. Centralbl. X.
393. Kobert. Giftabsonderung der Kröten.
394. Huxley. Zeugnisse für die Stellung des Menschen in der Natur.
395. Mott. Organic Colour. Nature. Sept. 4. 1890.
396. Eimer. Untersuchungen über das Variieren der Mauereidechse etc. Arch. f. Naturgesch. XLVII. u. a. a. O.
397. Franz Werner. Untersuchungen über die Zeichnung der Schlangen.
398. W. Haacke. Metamerenbildung am Säugetierkleide. Ber. Senckenberg. naturf. Ges. 1890. S. 185.
399. G. Shurawlew. Überwintern der Frösche. Korrespbl. naturf. Ver. Riga 1890.
400. Willemoes-Suhm. Briefe von der Challenger-Expedition.
401. Michaelsen. Vorläufige Mitteilungen über *Archenchytraeus Moebii* n. sp. Zool. Anz. VIII. S. 237.
402. R. Schneider. Amphibisches Leben in den Rhizomorphen bei Burgk. Sitzgsber. Ak. Wiss. Berlin 1886.

403. F. Ludwig. Über eine der Schneckenbefruchtung angepasste Blüteneinrichtung. Kosmos VI. S. 347—351.

404. Fischer et Bouvier. Sur le mécanisme de la respiration chez les Ampullaridés. Compt. r. CXI. 21. VII. 1890.

405. Claus. Morphologie und Phylogenie der Organisation der Cestoden. Arbeiten aus dem zool. Inst. Univers. Wien VIII.

406. J. Blake. Sur une action physiologique des Sels de Thallium. Compt. r. CXI. 7. VII. 1890.

407. O. Löw. Über das Verhalten niederer Pilze gegen verschiedene anorganische Stickstoffverbindungen. Biol. Centralbl. X.

408. Robert Irvine and G. Sims Woodhead. Secretion of Carbonate of Lime by Animals. Proc. of R. Soc. of Edinbourgh. 1888—89. S. 324—352.

409. Brischke. Insekten auf Farnkräutern. Schriften der naturf. Ges. in Danzig. 1890. S. 9 ff.

410. Zschokke. Zoologische Excursionen an die Seen des Rhätikon. Verhdlgn. der naturf. Ges. in Basel 1890 und 91. Diese vielfach sichtenden und weiter führenden Arbeiten konnten leider nicht mehr benutzt werden.

411. T. D. A. Cockerell. The alpine Flora: with a suggestion as to the origin of blue in flowers. Nature 1. Jan. 1891.

412. Günther. *Ceratodus* und seine Stellung im System. Aus dem Englischen übertragen von Troschel. Arch. f. Nat. XXXVII.

413. Howard Ayers. The Ear of Man, its past, its present, and its future. Boston 1891.

414. P. und F. Sarasin. Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon in den Jahren 1884—86. II.

415. Ottm. Hofmann. Beiträge zur Kenntnis der Parthenogenesis. Stettiner entomol. Zeitschr. 1869. Referat von Brauer. Arch. f. Naturgesch. 1870.

416. Giard. Über die freie Wärme der wirbellosen Tiere, insbesondere der Insekten. Ann. des sc. nat. V. Sér. XI. Referat wie 415.

417. Jaworowski. Über die Extremitäten bei den Embryonen der Arachniden und Insekten. Zool. Anz. Mai 1891.

418. Leydig. Tafeln zur vergleichenden Anatomie.

419. Ehrmann. Nachtrag zur Gastropodenfauna der Umgebung von Leipzig nebst einigen biologischen Beobachtungen an einheimischen Schnecken. Sitzgsber. naturf. Ges. Leipzig 1891.

420. A. Loos. Über Degenerationserscheinungen im Tierreich, besonders über die Reduktion des Froschlarvenschwanzes und die im Verlaufe derselben auftretenden histolytischen Prozesse. Dazu Referat von Brandes im Biol. Centralbl. 1. III. 1891.

421. Wemyss Fulton. Attractive Characters in Fungi. Nature. 22. I. 91. Ein Artikel, der zu einer ganzen Reihe in den vorhergegangenen Nummern gehört, worin der Gegenstand von verschiedenen Seiten discutiert wird.

422. A. Forel. Zur Lebensweise der Wüstengrille (*Brachytrypus megacephalus* Sero.). Mitteilgn. der schweiz. entom. Ges. Bd. VIII.

423. Hensen. Die Plankton-Expedition und Häckel's Darwinismus. 1891.

REGISTER.

